АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 60 (1975) № 4

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

ТОМ 60 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1975, № 4

УДК 561 : (116.3)+(113) : 582.47

И. Н. Свешникова

К ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ РОДА *METASEQUOIA* MIKI

I. N. SVESHNIKOVA. CONTRIBUTION TO THE PALEOBOTANICAL HISTORY OF THE GENUS *METASEQUOIA* MIKI

Установление двурядно-очередного и даурядно-очередного попарно-сближенного листорасположения у рода *Metasequoia* позволило перевести ископаемый род *Parataxodium* в род *Metasequoia* и установить новый вид *Metasequoia* в палеогеновой флоре о. Западный Шпицберген. Изучение морфологии и анатомии листьев расширило представление о видовом разнообразии рода *Metasequoia* и дало возможность дополнить его диагноз.

Род *Metasequoia* впервые был выделен японским ученым Мики (Miki, 1941) на основании остатков сезонных побегов, женских шишек и семян из плиоцена Японии. Мики отнес эти остатки к новому роду, взяв за тип побеги, описанные Геером (Heer, 1876), как *Sequoia disticha* Heer из палеогеновых отложений Шпицбергена. Диагноз рода *Metasequoia*, по Мики, следующий: шишка на ножке, чешуи декуссатные, щитовидные; ножка с двурядными рубцами от листьев и чешуевидными листьями в основании; побег опадающий, листья двурядные, линейные, тупые, черешковые; устьичные аппараты параллельны жилке.

Впоследствии Чени (Chaney, 1951) в работе по ревизии родов *Sequoia* и *Taxodium* пришел к заключению, что *Sequoia disticha* Heer, возможно, тождественна *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney на основании первоописания без изображения Ньюберри (Newberry, 1863), и что этот вид был широко распространен в третичное время.

В работе по *Metasequoia* Флорин (Florin, 1952) писал, что ныне живущие представители рода *Metasequoia* были найдены в 1941 г. китайским ученым Каном (T. Kan) в провинции Сычуань. В 1944 г. был собран дополнительный гербарный материал из этого же местонахождения китайским ученым Вангом (T. Wang), который ошибочно отнес собранные образцы к роду *Glyptostrobus*. Только в 1945 г. гербарий Кана был снова проанализирован Ву (C. H. Wu), который пришел к заключению, что исследованный материал следует отнести к новому, до сих пор неизвестному в современной флоре роду хвойных. Заключение Ву было поддержано проф. Ченгом (Cheng) и доктором Ху (H. H. Hu) и впоследствии был организован еще ряд экспедиций по сбору дополнительного материала. В 1946 г. вышла в свет палеоботаническая статья Ху (Hu, 1946), в которой автор объявлял об открытии нового живого хвойного рода *Metasequoia* в Китае. Позже, в 1948 г., Ху и Ченг (Hu, Cheng, 1948) отнесли это хвойное к известному уже в ископаемом состоянии роду *Metasequoia* и дали ему видовое название *M. glyptostroboides* Hu et Cheng, основываясь на общем с *Metasequoia* признаке — опадающих сезонных облиственных побегах.

В связи с открытием живого представителя рода *Metasequoia* и тщательным его изучением, Ху и Ченг (1948) внесли ряд изменений в характеристику рода, дополнив ее рядом признаков, свойственных современ-

© Издательство «Наука».

ному виду: дерево с супротивными ветвями и двурядно-супротивными побегами, опадающими зимой;[1] листья опадающие, двурядно-супротивные, линейные, сидячие или почти сидячие, на нижней поверхности с двумя полосами устьичных аппаратов по 4—6 рядов в полосе; микростробилы пазушные и верхушечные, супротивные; женские шишки одиночные, висячие, чешуи деревянистые, накрест-супротивные, щитовидные; семена 5—9 на каждой чешуе, сжатые, окружены крылом; семядолей 2.

Современная *Metasequoia glyptostroboides* встречается в лесах Китая, на границе между провинциями вост. Сычуань и зап. Хубэй на территории около 800 кв. м, на высоте от 700 до 1350 м над ур. м. Основная масса деревьев (до 1000) произрастает в долине р. (Shui-hsa) в 60 км югозападнее от ближайшей точки р. Янцзы. Долина, 25 км дл., менее 1.5 км шир., с востока, севера и запада ограничена горами до 1400—1500 м выс. Число деревьев *Metasequoia* уменьшается от этого центра во всех направлениях, однако отдельные деревья значительного размера встречаются не менее чем в 40 км от центра. Произрастает *Metasequoia* на склонах, вдоль маленьких ручьев и вблизи рисовых заливных полей; развивается лучше в тени, в лощинах и по берегам потоков, в смешанных лесах, в ассоциациях с многочисленными другими видами деревьев. Климат долины, к которой приурочена основная масса деревьев *M. glyptostroboides*, довольно теплый, мягкий летом и относительно сухой зимой. Морозов нет, или они очень легкие, сильные снегопады, вероятно, отсутствуют.

Как видно из описания рода *Metasequoia*, листья у представителей этого рода расположены в двурядно-супротивном порядке и лишь чешуи в шишке расположены накрест-супротивно. Однако Морлей (Morley, 1948), Криштофович (Криштофович и др., 1956) считали, что не только чешуи шишек, но и листья побегов расположены накрест-супротивно вследствие закручивания побега по спирали.

Позже ряд исследователей нашел, что для *Metasequoia* характерно также очередное листорасположение. Так, П. И. Дорофеев (1962, 1963, 1969), изучив многочисленные остатки облиственных побегов, листьев, шишек и семян этого рода из третичных отложений Советского Союза, пришел к заключению, что диагноз рода *Metasequoia* должен быть расширен. В этот род должны включаться шишки с супротивными чешуями и шишки с очередными чешуями, веточки с супротивными и очередными листьями. Позже, основываясь на двух типах расположения листьев и чешуй в женских шишках, он выделил 2 секции (Дорофеев, 1972).

Еще раньше Флорин (1952) пришел к заключению, что у *Metasequoia* листья не совсем супротивные, а Грегуш (Greguss, 1956) считал, что у *Metasequoia*, как и у *Taxodium* и *Sequoia*, листья, вероятно, первоначально располагались по $^2/_5$ спирали. К выводу, что листья *Metasequoia* не всегда накрест-супротивные, а могут располагаться согласно винтовой спирали, пришли и немецкие ученые Шварц и Вейде (Schwarz, Weide, 1962). И, наконец, датский ботаник Бехер (1964), изучив листорасположение на побегах и на поперечных срезах листовых почек *Metasequoia glyptostroboides*, считает, что Грегуш был прав, когда относил *Metasequoia* к растениями со спиральным расположением листьев. Однако далее он приходит к заключению, что у этого вида листорасположение не может быть названо ни накрест-супротивным, ни спиральным и, возможно, является более древним типом, существовавшим до того, как растения достигли определенного листорасположения, т. е. либо накрест-супротивного, либо спирального. Нельзя не согласиться с Бехером, что это действительно особый тип листорасположения, характерный для этого столь древнего семейства. Учитывая современную терминологию по листорасположению (Федоров и др., 1956) мы считаем его особым типом двурядно-очередного листорасположения, и будем называть его двурядно-очередным попарно-сближенным [1] расположением листьев. Подобный характер расположения листьев свойствен и для меловых представителей этого рода. В 1967 г. автором (Свешникова, 1967) описан из позднего мела Якутии — верхи сеномана-турон еще один вид этого рода — *Metasequoia paradoxa* Sveshn. Вид, для которого характерно двурядно-очередное листорасположение или иногда двурядно-очередное попарно-сближенное расположение листьев, при котором листья кажутся супротивными. По форме листьев от линейных до линейно-ланцетных и овальных, суженных к заостренной верхушке, и особенно по строению устьичных аппаратов, состоящих из двух замыкающих и 4—6 побочных клеток и ориентированных в большинстве своем параллельно, эти остатки, несомненно, относятся к роду *Metasequoia*. Находка из Якутии еще раз подтвердила, что для *Metasequoia* характерно очередное (спиральное) листорасположение, которое можно встретить в двух вариациях, с переходами между ними.

---

[1] Впоследствии эти побеги получили название в научной литературе коротких (Morley, 1948; Chaney, 1951; Florin, 1952, и др.) или даже укороченных (Тахтаджян, 1956). Однако уже в 1964 г. Бехер (Böcher, 1964) установил 4 типа побегов для рода *Metasequoia*: 1) длинные побеги, 2) переходные побеги, 3) веточки и 4) почконосные карликовые побеги. Автор данной статьи, наблюдавший за ростом побегов *M. glyptostroboides* в оранжерее БИН АН СССР в течение 1965—1970 гг., пришел к заключению, что для этого вида характерны 3 типа побегов: 1) длинные многолетние, несущие почки; 2) укороченные многолетние, симподиально ветвящиеся и 3) сезонные, опадающие в тот же год и не несущие ни конечных, ни пазушных почек. Палеоботаники, как правило, имеют дело с последним типом побегов.

В связи с изложенным диагноз рода *Metasequoia* должен быть исправлен и дополнен следующим образом: ветно-листопадные деревья с тремя типами побегов — 1) длинными многолетними, несущими почки; 2) укороченными многолетними, симподиально ветвящимися и 3) сезонными побегами, опадающими в тот же год и не несущими ни конечных, ни пазушных почек,[2] с двурядно-очередным (спиральным), двурядно-очередным попарно-сближенным, а также с расположением листьев обоих типов на одном побеге.

К роду *Metasequoia* должен быть также отнесен род *Parataxodium* C. Arnold and Lowther, описанный в 1955 г. американскими исследователями Арнольдом и Лоутером (Arnold, Lowther, 1955 [3]) из позднего (возможно, верхов раннего) мела северной Аляски. Согласно описанию Арнольда и Лоутера, *Parataxodium* — дерево, несущее листья на опадающих побегах двух типов: [4] короткие и длинные побеги несут двурядно-очередные листья; и лишь маленькие веточки в пазухах листьев длинных побегов, как явствует из описания типового вида, несут листья, расположенные супротивно. Во время обсуждения ископаемого материала Арнольд и Лоутер неоднократно отмечали, что форма листьев и угол отхождения их 80 ° скорее всего напоминают *Metasequoia*. На этот род походят и семенные шишки с остающимися чешуями и сохраняющейся длинной голой ножкой. На родство с *Taxodium* указывает в основном спиральное расположение листьев на побегах и ветвление побегов, несущих мужские шишки; последние, однако, супротивным расположением на побеге напоминают род *Metasequoia*.

После того как на живом материале *Metasequoia glyptostroboides* было доказано двурядно-очередное расположение листьев, часто попарно сближенное из-за укороченых междоузлий, несостоятельность выделения рода *Parataxodium* стала очевидной, так как главный признак, послуживший основанием для выделения этого рода, — очередное листорасположение — свойствен также и *Metasequoia*. В связи с вышеизложенными фактами типовой вид рода *Parataxodium*, *P. wigginsii* должен обозначаться как *Metasequoia wigginsii* (C. Arnold and Lowth.) Sveshn. comb. nov.

---

[1] Двурядно-очередным попарно-сближенным листорасположением мы считаем очередное листорасположение, при котором листья расположены двурядно и пары их сближены настолько, что два соседних листа кажутся расположенными супротивно.

[2] Третий тип побегов чаще всего встречается в ископаемом состоянии.

[3] Рецензия на эту работу на русском языке составлена П. И. Дорофеевым и И. Н. Свешниковой (1957).

[4] Речь идет о сезонных побегах.

Кроме этого вида к роду *Metasequoia* должен быть отнесен также новосибирский вид *Parataxodium neosibiricum* Sveshn. (Сиско и др., 1963). Ниже приводятся их описания.

Следовательно, уже в меловое время произрастало несколько видов *Metasequoia*.

Metasequoia wigginsii (C. Arnold and Lowth.) Sveshn. comb. nov.

1955. — *Parataxodium wigginsii*. C. Arnold and Lowther. A new cretaceous conifer from northern Alaska, p. 528, fig. 1—12.

Деревья, несущие побеги двух типов: длинные многолетние и сезонные, с двурядно-очередным расположением листьев. Иногда сезонные побеги ветвятся, образуя в пазухах листьев небольшие побеги с двурядно-очередным, попарно-сближенным листорасположением. Листья линейно-продолговатые до ланцетовидных, 5—10 (20) мм дл., с тупой верхушкой и коротким, но отчетливо заметным черешком, низбегающим на побег и оставляющим на нем скорее параллельные, чем косые линии низбегания. Семенные шишки овальные, около 10—13 мм ширины и длины, на голых ножках, опадающие, с остающимися чешуями, ножка почти равна по длине шишке. Мужские шишки широкоовальные, около 2 мм дл., на разветвленных побегах, супротивные.[1]

Местонахождение и возраст. Северная Аляска. Поздний мел.

Metasequoia neosibirica (Sveshn. et Budants.) Sveshn. comb. nov.

1963. *Parataxodium neosibiricum* Sveshn. et Budants., в Сиско и др. Новые материалы по ископаемой флоре о. Новая Сибирь, стр. 230, табл. III, 1, 2.

1969. Свешникова и Буданцев. Ископаемые флоры Арктики, I, стр. 83, табл. XXIX, 16—19; табл. XXX, 3—10; табл. XXXI, 5—11.

Сезонные побеги тонкие, более 10 см дл. с двурядно-очередным листорасположением. Листья отходят от побега под углом (40) 70—75° (95°). Листья нежные, плоские, 12—18 (22) мм дл., 1.5—2.0 (2.7) мм шир., линейные до линейно-ланцетных, с округлой или заостренной верхушкой и округлым основанием, суженным в короткий черешок, низбегающий на побег и оставляющий на нем косые и параллельные линии низбегания. Эпидерма листа состоит из удлиненных четырехугольных или многоугольных клеток (длина превышает ширину в 2.5, редко более раз). Устьичные аппараты в двух узких полосах на нижней поверхности листа по бокам средней жилки в более или менее правильных рядах, число которых может доходить до 5. Устьичные аппараты моно- или амфициклические, нерегулярные, изолированные, редко общие, состоят из двух замыкающих и 4—5 побочных клеток, 2, 3 из которых являются полярными; побочные клетки редко могут быть общими для двух устьичных аппаратов. Устьичные аппараты ориентированы параллельно, косо, иногда перпендикулярно.

Местонахождение и возраст. Остров Новая Сибирь, Турон.

В третичный период, по-видимому, также существовал не один вид этого рода, а несколько. Из-за большой изменчивости побегов и листьев, особенно размеров последних, трудно говорить о видовых различиях в этом роде. Однако это становится возможным при наличии остатков побегов, листьев, шишек и семян, сохранившихся в виде фитолейм, у которых можно более детально изучить не только морфологическое, но главным образом анатомическое строение (в частности, эпидерму листа).

---

[1] Описание приведено на основании данных Арнольда и Лоутера (Arnold, Lowther, 1955), критически переработанных автором.

Как указывалось выше, в 1951 г. вышла в свет работа американского исследователя Чени (1951), посвященная ревизии родов *Sequoia* и *Taxodium*. В этой работе Чени установил 2 вида *Metasequoia* для Сев. Америки. Один — *M. cuneata* (Newb.) Chaney для позднего мела, второй — *M. occidentalis* (Newb.) Chaney для третичных отложений.

Чени (1951 : 225) полагает, что не имелось особых различий между третичной *Metasequoia occidentalis* и современной *M. glyptostroboides* Hu et Cheng, произрастающей в Китае. *M. occidentalis* была широко распространена по всей Северной Калифорнии, на восток к Саскачеван и Северной Дакоте. Впервые этот вид появился в палеоцене Аляски, Канады, на севере США, а наиболее позднее его местонахождение — ср. миоцен Орегона. Как полагает Чени, *M. occidentalis* могла произрастать также в Гренландии, на Шпицбергене и в Сибири. Однако он не ставит в синонимику к американскому виду находки из этих местонахождений, не будучи уверен в том, что это был один и тот же вид. Тем не менее неуверенность Чени не смутила палеоботаников, и впоследствии многие из них стали находить *M. occidentalis* в третичных отложениях повсеместно от Гренландии до Японии (Koch, 1963; Tanai, Suzuki, 1963; Ахметьев, 1973).

Нужно сказать, что при установлении новых видов этого рода следует иметь материал очень хорошей сохранности, который позволял бы изучить не только морфологическое, но и анатомическое (в частности, эпидерму листьев) строение. В тех случаях, когда материал представлен только в виде отпечатков облиственных побегов, он должен быть обильным. Еще Криштофович писал при обработке *Metasequoia* из олигоцена горы Ашутас в Казахстане, что «. . . до более полной ревизии выделение новых видов на основании случайных находок нецелесообразно». (Криштофович и др., 1956 : 57).

Исследовав в течение ряда лет обширный материал по роду *Metasequoia* из третичных отложений Советского Союза (палеоцен Быковской протоки, палеоген бассейна р. Зеи, олигоцен г. Висим Свердловской области), а также со Шпицбергена, из Гренландии, Земли Элсмира, Аляски, мы пришли к заключению, что в третичный период существовало несколько видов этого рода.

Нами были просмотрены и сфотографированы побеги *Metasequoia*, хранящиеся в Лаборатории палеоботаники Государственного музея естественной истории в Стокгольме, и среди них типовой материал *Metasequoia disticha*; в Геолого-Минералогическом музее Университета в Копенгагене и на геологическом факультете Университета в Орхусе (Дания); собран в 1959 и 1967 гг. совместно с Л. Ю. Буданцевым и получен от ст. н. сотрудника НИИГА Ю. Я. Лившица обильный материал из третичных отложений о. Зап. Шпицберген. Все находки рода *Metasequoia* за редким исключением представлены в виде отпечатков побегов, что делает невозможным изучение анатомического строения их листьев.

В тех случаях, когда материал был представлен фитолеймами, и можно было более детально изучить его морфологическое и анатомическое строение, мы сочли возможным выделить новые виды. Один из видов *Metasequoia* — *M. nathorstii* Sveshn. — был установлен нами для палеоцена о-ва Элемир (Свешникова, 1975).[1] От *M. occidentalis* он отличается сезонными побегами иногда только с двурядно-очередным листорасположением, а также линейно-ланцетными листьями с неровным хрящеватым краем, иногда расставленно-неравномелкопильчатым, на верхушке неравномелко-зубчатым или с шиповидными выростами, а от современной *M. glyptostroboides*, с которой, по словам Чени (1951), у третичного американского вида нет значительных различий, наличием более крупных прямостенных или с изогнутыми стенками клеток эпидермы листа.

---

[1] Облиственные побеги из нижнетретичных отложений о. Элсмир впервые были описаны Натгорстом (Nathorst, 1915) как *Sequoia langsdorfii*. Позже эти побеги были отнесены Чени (1951) к *Metasequoia*.

В особый вид следует выделить также остатки из палеогеновых отложений бассейна р. Зеи (приводим описание).

Metasequoia krysthofovichii Sveshn. sp. nov.

Табл. I, *2—6* (см. вклейку)

1951. *Metasequoia* sp. Дорофеев. О находке ископаемых остатков в третичных отложениях бассейна Зеи, стр. 887, рис. 1.
1952. *Metasequoia* sp. Свешникова. Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои, стр. 136, рис. 1, 2.
1963. *Metasequoia disticha* (Heer) Miki (pro parte). Свешникова. Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев, стр. 223, табл. VI, 7; табл. VII, 8—12.

Голотип: БИН АН СССР, № 970а/1 бассейн р. Зеи — палеоген. Табл. I, *2а* (средний лист).

Диагноз. Сезонные побеги с двурядно-очередным попарно сближенным расположением листьев, причем междоузлия между парами листьев настолько малы, что листья кажутся расположенными супротивно. Листья 4—10 мм дл., 1.2—1.8 мм шир., плоские, тонкие, линейноланцетные, цельнокрайные, с округлой или заостренной верхушкой, с округлым основанием и коротким нешироким черешком, край листа хрящеватый, ровный, на верхушке мелкопильчатый. Листья гипостоматные, редко амфистоматные. Устьичные аппараты моноциклические, нерегулярные, смежные или связанные по 2 в ряду или в соседних рядах. Побочные клетки могут быть общими или смежными; верхняя горизонтальная стенка их без видимых утолщений. Устьичные аппараты с четырехугольным, реже с удлиненно-четырехугольным или неправильной формы входом в надустьичную ямку. Устьичные аппараты в 6—8 более или менее правильных рядах по бокам средней жилки. Клетки эпидермы удлиненно-четырехугольные, с прямыми до извилистых продольными стенками. Семена[1] от 4 до 7 мм дл., 3—4 мм шир., продолговатые, сплюснутые, с кожистыми крыльями, концы которых слегка или значительно превышают семя и загнуты внутрь над вырезом.

Материал. Два обломка облиственных сезонных побегов, сезонный побег с опавшими листьями, семена (колл. П. И. Дорофеева) и отдельные листья, сохранившиеся в виде фитолейм.

Описание. Исследованный нами материал состоял из отдельных листьев, сохранившихся в виде фитолейм. Такая сохранность позволила тщательно изучить морфологию и эпидерму листьев. Судя по изображениям побегов, приводимым Дорофеевым (1951), листорасположение на побегах двурядно-очередное (спиральное) попарно сближенное, при котором 2 соседних листа кажутся расположенными супротивно. Листья плоские, тонкие, с одной жилкой, 4—10 мм дл., 1.2—1.8 мм шир., линейно-ланцетные, с округлой или заостренной верхушкой, округлым основанием и коротким нешироким черешком; край листа хрящеватый, ровный, на верхушке мелкопильчатый. Устьичные аппараты моноциклические или неполностью амфициклические, нерегулярные, смежные или связанные по 2 устьичных аппарата в ряду или в соседних рядах. Число побочных клеток 4—6; они могут быть общими или смежными. Верхняя горизонтальная стенка побочных клеток, как правило, более интенсивно окрашивается основным фуксином, чем обычные клетки, не принадлежащие устьичному аппарату. Однако при просмотре эпидермы в световом микроскопе трудно установить наличие на верхней горизонтальной стенке побочных клеток каких-либо утолщений, не видно их и на поперечном срезе листа. Можно только предположить, судя по интенсивности окраски, что верхняя горизонтальная стенка некоторых боковых побочных клеток утолщена в виде продольного валина на границе с надустьичной ямкой. Устьичные аппараты на нижней поверхности листа, в двух полосах по бокам средней жилки в 5—6 рядах, часто неправильных, иногда в прерывистых, ориентированы параллельно, иногда косо. Клетки эпидермы удлиненно-четырехугольные и среди них трапециевидные, в виде параллелограмма, удлиненно-прямолинейно-изогнутые, с прямыми, изогнутыми или иногда извилистыми продольными стенками. Верхняя горизонтальная стенка клеток нижней поверхности листа без утолщений, в отличие от таковой современной *M. glyptostroboides*.

---

[1] Описание семян приводится по П. И. Дорофееву (1951).

Замечания. Данный вид более всего напоминает *Metasequoia nathorstii* Sveshn. с о-ва Элсмир линейно-ланцетными листьями с мелкопильчатым краем на верхушке листа. Однако отличается от этого вида цельными боковыми сторонами пластинки и особенно строением эпидермы. Клетки эпидермы листьев описываемого вида более мелкие, часто удлиненные, с прямыми до извилистых продольными стенками, с ровной (без видимых в световой микроскоп утолщений) верхней горизонтальной стенкой, особенно у клеток, расположенных на нижней поверхности листа в полосах устьичных аппаратов, но не принадлежащих последним. Устьичные аппараты описываемого вида с четырехугольной, реже с удлиненно-четырехугольной или неправильной формы надустьичной ямкой, верхняя горизонтальная стенка побочных клеток без видимых утолщений, хотя более интенсивно окрашивается основным фуксином, устьичные аппараты ориентированы косо и расположены часто в неправильных рядах, иногда прерывистых. У *M. nathorstii* клетки эпидермы с прямыми или изогнутыми продольными стенками, верхняя горизонтальная стенка их на нижней поверхности листа утолщена. Устьичные аппараты с удлиненно-четырехугольной надустьичной ямкой, верхняя горизонтальная стенка побочных клеток утолщена в виде валика, расположенного на границе с надустьичной ямной (табл. 1, *9*), наподобие таковой у современной *M. glyptostroboides* (табл. 1, *8*) и не окрашивается более интенсивно основным фуксином; устьичные аппараты в правильных рядах и ориентированы только параллельно.

Просматривая обильный материал из нижнетретичных отложений о. Зап. Шпицберген, мы пришли к заключению, что в палеоцене и эоцене здесь существовало 3 вида *Metasequoia*. В палеоцене района Баренцбург еще сохранилась меловая *M. wigginsii*, наряду с представленными здесь в палеоцене и эоцене *M. occidentalis* (Newb.) Chaney и *M. spitzbergensis* Sveshn. sp. nov. (ниже приводится ее описание).

Metasequoia occidentalis (Newb.) Chaney

Табл. II, *1—3* (см. вклейку)

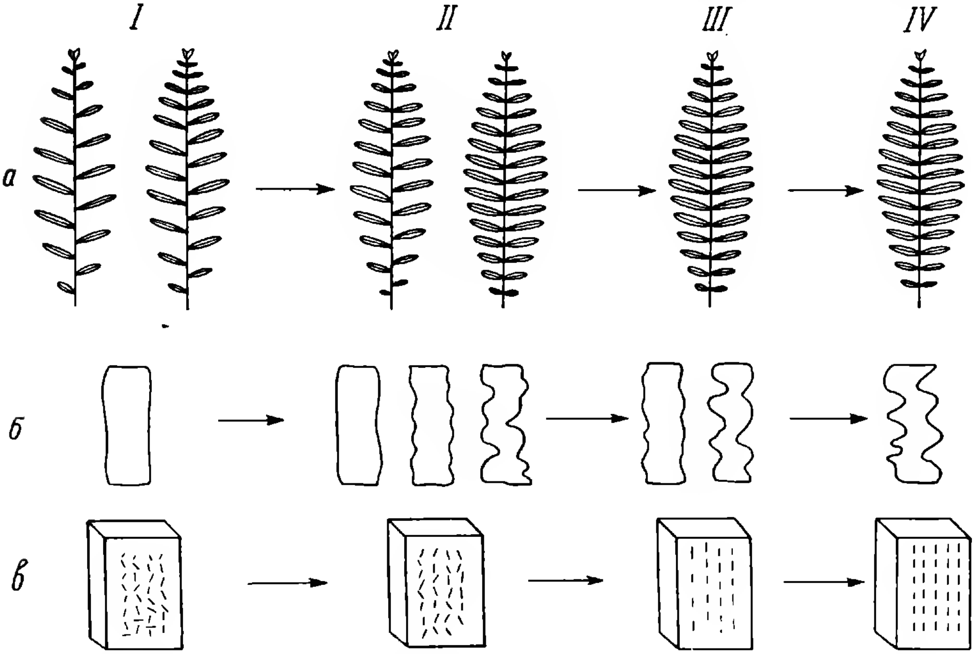
1951. Chaney (см. синонимику). A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western North America based on the recent descovery of Metasequoia, p. 225, pl. 2, fig. 1—3; pl. 4, fig. 1, 2; pl. 5, fig. 1—3; pl. 6, fig. 2; pl. 7, fig. 1—6; pl. 8, fig. 1—3; pl. 9, fig. 3, 5—7; pl. 10, fig. 1a, 2a, 3—6; pl. 11, fig. 7, 8; pl. 12, fig. 1, 2, 5—8.[1]
1863. *Taxodium occidentale* Newberry, Boston Soc. Nat. Hist., vol. 7, p. 516.
1876. *Sequoia langsdorfii* Heer, Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens, S. 59, Taf. XII, fig. 3—9; Taf. XIII, fig. 1—8.
1876. *Sequoia disticha* ibid., S. 63; Taf. XII, fig. 2a; Taf. XIII, fig. 9, 10, 11.
1941. *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period (I) p. 262, quoad basionymum, excl. pl. japon.

---

[1] Приводится полная библиография североамериканских находок вида и обзор фактического материала.

1958. Schloemer-Jäger. Alttertiäre Pflanzen aus Flözen der Brögger — Halbinsel Spitzbergen, S. 54, Abb. 10, 11; Taf. 8, Fig. 5, 6; Taf. 9. Fig. 1, 2.

Замечания. В связи с тем что описываемый материал представлен в большинстве своем сезонными побегами, сохранившимися только в виде отпечатков (без фитолейм), мы не смогли найти достаточных морфологических признаков, отличающих облиственные побеги образцов с о. Зап. Шпицберген, описанных как *Sequoia langsdorfii* и *Metasequoia disticha* с двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением от *M. occidentalis*, описанной из третичных отложений Сев. Америки. Однако мы не сочли возможным поставить в синонимику этого вида находку *Metasequoia disticha* Miki (non Heer), описанную Мики (1941) из плиоцена Японии. Судя по строению эпидермы листьев (строение клеток, ориентация и расположение устьичных аппаратов), *Metasequoia* из Японии несет черты, свойственные представителям этого рода из позднетретичных отложений (см. рисунок, *III*). Это заставляет нас думать, что в плиоцене Японии мог существовать свой вид, отличающийся от американского, который следовало бы отнести, видимо, к *M. japonica*, на что уже указывал П. И. Дорофеев (1972).



Эволюционный ряд структурных изменений побегов, в основном сезонных (*а*) и элементов эпидермы листа (*б—в*) *Metasequoia* от ископаемых (*I*, *II*, *III*) до современных (*IV*) представителей этого рода.

I — верхи сеномана—турон; *II* — верхи позднего мела—палеоген; *III* — плиоцен; *а* — побег; *б* — строение клеток эпидермы; *в* — расположение и ориентация устьичных аппаратов.

Metasequoia spitzbergensis Sveshn. sp. nov.

Табл. II, *4* (побег слева)

1958.? *Taxodium* sp. indet., Schloemer-Jäger, Alttertiäre Pflanzen der Brögger-Halbinsel Spitzbergens, S. 61, Abb. 12; Taf. 9, fig. 3.

Голотип. БИН АН СССР, № 955-6/1, о. Зап. Шпицберген. Сарсбухта. Эоцен. Табл. II, фиг. *4* (побег слева).

Диагноз. Сезонные облиственные побеги до 16.7 см дл., с двурядно-очередным, в верхней части побега с двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением, причем короткие междоузлия настолько малы, что листья кажутся расположенными супротивно. Листья плоские, тонкие, 1.6—3.2 см дл., 1.75—3.00 мм шир., линейно-ланцетные, сужены в верхней трети к округлой, иногда заостренной верхушке, с ровным краем, в основании округлые, с коротким четким черешком, низбегающим на побег и оставляющим на нем косые или параллельные линии низбегания. Листья отходят от побега под углом (40°) 45°—60° (80°), соседние листья не соприкасаются друг с другом боковыми сторонами.

Материал. Многочисленные отпечатки сезонных побегов, иногда длинных, многолетних; экземпляры коллекции: №№ 955-6/1 (голотип), 955-6/6 Сарсбухта; 953-10/79, 953-10/82 Земля Норденшельда, гора Сандстейнфьеллет, левобережье р. Колесдален.

Описание. В коллекции имеется большое число сезонных облиственных побегов, представленных в виде отпечатков с двурядно-очередным и в верхней части побега с двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением, при котором междоузлия между двумя сближенными листьями настолько малы, что листья кажутся расположенными супротивно. Побеги редко сохранились полностью, обычно у них обломана верхушка или основание. Лучше других сохранился голотип (обр. 955-6/1). Он представляет собой почти целый побег 6.8 см дл. с двурядно-очередным листорасположением в нижней части побега и двурядно-очередным попарно сближенным в верхней части его так, что листья кажутся расположенными супротивно. Листья плоские, 1.6—1.8 см дл., 1.75—2.00 мм шир., линейно-ланцетные, сужены к округлой, иногда заостренной верхушке, в основании округлые, с коротким четким черешком, низбегающим на побег и оставляющим на нем косые и параллельные линии низбегания. Листья отходят от побега под углом 60—80°. Следует остановиться также на образце с Земли Норденшельда (гора Сандстейнфьеллет, левобережье р. Колесдален). На штуфе 953-10/79 имеются отпечатки трех побегов, с двурядно-очередным листорасположением, в верхней части побега листорасположение двурядно-очередное попарно сближенное, при котором некоторые пары соседних листьев кажутся супротивными. К этому виду мы относим также побег 16.7 см дл. № 953-10/82 (Земля Норденшельда, гора Сандстейнфьеллет, бассейн р. Колесдален) с двурядно-очередным, в верхней части побега двурядно-очередным попарно сближенным расположением листьев. Листья 2.5—3.2 см дл., 3 мм шир., линейно-ланцетные, суженные в верхней трети, с заостренной верхушкой, округлым основанием и коротким четким черешком; отходят от побега под углом 50°.

Замечании. Этот вид отличается от *Metasequoia occidentalis*, описанной Чени (1951) сезонными побегами с двурядно-очередным и только в верхней части побега с двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением, при котором листья кажутся сближенными в супротивные пары.

У *M. occidentalis* сезонные побеги имеют, судя по описанию Чени (1951), только двурядно-очередное попарно сближенное листорасположение, при котором листья из-за очень коротких междоузлий кажутся расположенными в супротивных парах. К сожалению, побеги *Metasequoia* из Сев. Америки и с о. Зап. Шпицберген представлены исключительно отпечатками без фитолейм и нет возможности изучить и сравнить эпидермальное строение их листьев, что могло бы пролить свет на систематическое положение обоих этих видов. От позднемеловых *Metasequoia* с двурядно-очередным и двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением этот вид отличается значительно более крупными размерами листьев и сезонных побегов. По-видимому, к этому виду следует отнести также очень крупные шаровидные шишки 3.5 см дл. и в диам. обр. 953-25/63 (Земля Натгорста, сев. берег Ван-Кейленфьорда, гора Стурволь).

Распространение и возраст. О. Западный Шпицберген (Сарсбухта; Земля Норденшельда, гора Сандстейнфьеллет, левобережье р. Колесдален; Земля Натгорста). Эоцен.

Заключение

Исследование сезонных побегов рода *Metasequoia* на большом материале из верхнемеловых — третичных отложений, часто с привлечением эпидермально-кутикулярного метода при изучении их листьев, позволило нам сделать некоторые обобщения и попытаться наметить эволюционный ряд структурных изменений сезонных побегов, а также строения эпидермы листьев (см. рисунок).

Эволюция листорасположения на сезонных побегах в роде *Metasequoia* шла от двурядно-очередного до двурядно-очередного попарно сближенного, при котором междоузлия между парами листьев становятся настолько короткими, что листья кажутся расположенными супротивно.

Сезонные побеги с двурядно-очередным листорасположением, которое могло чередоваться с двурядно-очередным попарно сближенным в верхней части побега, имели наиболее древние виды *Metasequoia* — *M. wigginsii* (поздний мел Северной Аляски), *M. paradoxa* (верхи сеномана — турон Якутии), *M. neosibirica* (турон о. Новая Сибирь). Иногда среди них можно встретить (редко) побеги только с двурядно-очередным попарно сближенным листорасположением.

У более молодых представителей этого рода преобладал двурядно-очередной попарно сближенный тип листорасположения, как например у *M. nathorstii* с о. Элсмир (палеоцен), хотя у некоторых палеогеновых видов сохранились оба, двурядно-очередной и двурядно-очередной попарно сближенный, типы листорасположения (*M. spitzbergensis*).

Наиболее древним типом строения эпидермы листьев для рода *Metasequoia* следует считать удлиненные прямостенные клетки и устьичные аппараты, ориентированные параллельно, но иногда косо и в единичных случаях даже перпендикулярно (*M. paradoxa*).

Клетки эпидермы листьев этого рода изменялись от прямостенных или с изогнутыми продольными стенками до глубокоизвилистых. Так, например, прямостенные или с изогнутыми продольными стенками клетки характерны для *Metasequoia nathorstii* из палеоцена о. Элсмир; прямостенные и с извилистыми продольными стенками клетки присущи *Metasequoia kryshtofovichii* из палеогена бассейна р. Зеи и для *Metasequoia* из палеоцена Быковской протоки. Клетки, имеющие мелко-, реже глубокоизвилистые продольные стенки, характерны для *Metasequoia* из олигоцена г. Висим Свердловской обл., и для *Metasequoia* из плиоцена Японии; для современной *M. glyptostroboides* характерны клетки в основном с мелко- до глубокоизвилистых продольными стенками; редко продольные стенки клеток изогнутые или даже прямые.

Устьичные аппараты также претерпевали некоторые изменения, особенно в ориентации и расположении их. Ориентация устьичных аппаратов постепенно менялась от параллельной, косой и даже перпендикулярной в более или менее правильных рядах, иногда прерывистых (например, у *M. paradoxa* из верхов сеномана—турона Якутии) до параллельной и косой (*M. kryshtofovichii* из палеогена бассейна р. Зеи) и, наконец, до параллельной, редко косой, в правильных рядах у современной *M. glyptostroboides.*

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность проф. Б. Лундблад (B. Lundblad), К. Самуэльссону (K. Samuelsson) — лаборатория палеоботаники Государственного музея естественной истории в Стокгольме, д-ру Флорис (S. Floris) — Геолого-минералогический музей Университета в Копенгагене, д-ру Э. Коку (E. Koch) и д-ру Фридриху (W. Fridrich) — геологический факультет Университета в Орхусе (Дания), ст. научн. сотр. Научно-исследовательского института геологии Арктики Ю. Я. Лившицу и всем, кто помогал мне в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Ахметьев М. А. (1973). Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). Тр. БИН АН СССР, 247. — Дорофеев П. И. (1951). О находке ископаемых остатков *Metasequoia* в третичных отложениях бассейна Зеи. ДАН СССР, 77, 5. — Дорофеев П. И. (1962). Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. Тр. СНИИГГИМС, 22. — Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири. — Дорофеев П. И. (1969). Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. — Дорофеев П. И. (1970). Третичные фаоры Урала. — Дорофеев П. И. (1972). Третичные флоры бассейна р. Омолоя. В сб. История флоры и растительности Евразии. — Дорофеев П. И., И. Н. Свешникова. (1957). Новый ископаемый род семейства *Taxodiaceae* — *Parataxodium*. Бот. ж., 42, 1. — Криштофович А. Н., И. В. Палибин, К. К. Шапоренко, А. В. Ярмоленко, Т. Н. Байковская, В. И. Грубов и И. А. Ильинская. (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, 1. — Свешникова И. Н. (1952). Применение анатомического исследования эпидермиса и кутикулы при определении ископаемой хвои. ДАН СССР, 84, 1. — Свешникова И. Н. (1963). Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, IV. — Свешникова И. Н. (1967). Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы. Тр. БИН АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, VI. — Свешникова И. Н. (1975). Материалы к изучению раннетретичной флоры острова Элсмир. Бот. ж., 60, 3. — Свешникова И. Н., Л. Ю. Буданцев. (1969). Ископаемые флоры Арктики. I. — Сиско Р. К., Г. Л. Рутилевский, И. Н. Свешникова, Л. Ю. Буданцев. (1963). Новые материалы по ископаемой флоре о. Новая Сибирь. Тр. ААНИИ, 224. Новосибирские острова. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. — Федоров А. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1956). Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. — Arnold Ch. A., J. S. Lowther. (1955). A new cretaceous conifer from northern Alaska. Amer. J. Bot., 42, 6. — Böcher T. W. (1964). Morphology of the vegetative body of *Metasequoia glyptostroboides*. Dansk Bot. Ark., 24, 1. — Chaney R. W. (1951). A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in Western-North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. Trans. Amer. Phil. Soc., N. S., 40. — Florin R. (1952). On *Metasequoia*, living and fossil. Bot. Notis. 1. — Greguss P. (1956). The phyllotaxy of *Metasequoia*, *Sequoia* and *Taxodium*. Acta Biol., N. S., II, 1—4. — Heer O. (1876). Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. Köngl. Svensk. Vetenskaps-Akad. Handl., 14, 5. — Hu H. H. (1946). Notes on a palaeogene species of *Metasequoia* in China. Bull. Geol. Soc. China, 26, 1—4. — Hu H. H., W. C. Cheng. (1948). On the new family *Metasequoiaceae* and on *Metasequoia glyptostroboides*, a living species of the genus *Metasequoia* found in Szechuan and Hupeh. — Bull. Fan. Mem. Inst. Biol., N. S., 1 (2). — Koch B. E. (1963). Fossil plants from the Lower Paleocene. Meddelels. om Grønl., 172, 5. — Miki S. (1941). On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary period (I). The clay or lignite beds'flora of Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in Central Hondo. Jap. J. Bot., 11. — Morley T. (1948). On leaf arrangement in *Metasequoia glyptostroboides*. Proc. Nat. Acad. Sci., 34, 12. — Nathorst A. G. (1915). Tertiäre Pflanzenreste aus Ellesmere-Land. Report of the Second Norwegian Arctic Expedition in the «Fram» 1898—1902, 35. — Newberry J. S. (1863). Descriptions of fossil plants collected by Mr. George Gibbs. Boston J. Nat. Hist., 7. — Schloemer-Jäger A. (1958). Alttertiäre Pflanzen aus Flözen der Brögger-Halbinsel Spitzbergens. Paleontographica, 104, B, 1—3. — Schwarz O., H. Weide. (1962). Systematische Revision der Gattung *Sequoia* Endl. Feddes Repert., 66, II, 3. — Tanai T., N. Suzuki. (1963). Miocene floras of southwestern Hokkaido, Japan. Tertiary floras of Japan I. Miocene floras. The Collab. Association to commemorate the 80th Anniversary of the Geological Survey of Japan.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 IX 1974.

SUMMARY

The genus *Metasequoia* is characterized by disticho-alternate and disticho-alternate with cumulated pairs leaf arrangement. The establishment of these two types of phyllotaxis gave ground for the transfering of the genus *Parataxodtum* into the genus *Metasequoia* and for the distinguishing of a new species of *Metasequoia* in the paleogene flora of the West Spitzbergen Island.

Morphological and anatomical investigations of leaves of the genus *Metasequoia* made it possible to extend and to complete its diagnosis.

УДК 581.4 : 581.46 : 633.584.5 : 537.533.35

Л. Р. Петрова

СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ЦВЕТКОВЫХ ЧЕШУЙ И ЛОДИКУЛ БАМБУКА В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

L. R. PETROVA. THE STRUCTURE OF THE SURFACE OF FLOWER SCALES AND LODICULES IN BAMBOO IN SCANNING ELECTRON MICROSCOPE

Изучению эпидермиса листа и чешуй злаков на уровне светового микроскопа посвящено много работ (Prat, 1932; Александров, Александрова, 1940; Петрова, 1958; Александров, Добротворская, 1959; Мирославов, 1963; Сыбанбеков, 1965, 1966, и др.). С освоением электронного микроскопа появились работы, позволяющие изучить более тонкую внутриклеточную структуру специализированных клеток эпидермиса — парных клеток, трихом, окремнелых бугорков, устьиц (Мирославов, 1974). На основании электронно-микроскопического исследования этих структур оказалось возможным высказать предположение о их функциональном значении. Выяснено, что помимо защитной роли клетки эпидермиса злаков могут выполнять и выделительную функцию, принимая участие в водном режиме и солевом обмене растения.

Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса злаков до настоящего времени остается слабо изученным. Исследование поверхностного слоя эпидермиса некоторых злаков было проведено методом реплик И. М. Кравкиной и Е. А. Мирославовым (1969). Этот метод позволил выявить тонкую структуру поверхности эпидермиса, выражающуюся в определенной гетерогенности, в частности в неравномерном распределении кристаллов воска и наличии пор. В последнее время появились работы по изучению поверхности листьев злаков с помощью сканирующего растрового электронного микроскопа (Soni и др., 1972; Baum, Hadland, 1973; Maeda, Miyake, 1973).

Нами проведено исследование структуры абаксиальной (наружной) поверхности цветковых чешуй (нижней и верхней) и вентральных лодикул бамбука *Phyllostachys bambusoides* Siebold et Zucc. с помощью светового и сканирующего микроскопов в целях изучения более тонкой структуры всех специализированных клеток эпидермиса и их распределения по поверхности.

Методика исследования

Для изучения эпидермиса под световым микроскопом готовились временные препараты. Эпидермис цветковых чешуй выделялся путем соскабливания всех нижележащих тканей и помещался в глицерин. Эпидермис лодикул рассматривался прямо на лодикулах. Он хорошо просматривается, так как лодикулы бамбуков, как и других злаков, очень тонкие и клетки эпидермиса хорошо видны под микроскопом. Для фотографирования использована микрофотонасадка к микроскопу МБИ-II.

С помощью сканирующего микроскопа можно изучить поверхность листа, пыльцы, чешуй, плодов, семян и других органов растений. У нас в стране этот микроскоп еще не нашел широкого применения для изучения ботанических объектов, хотя зоологи уже широко им пользуются. Разрешающая способность растрового электронного микроскопа значительно выше по сравнению с оптическим микроскопом (от 70 до 300 Å). Возможное увеличение: от 20 до 250 000 раз. В отличие от обычного электронного микроскопа просвечивающего типа растровый микроскоп дает отраженное изображение поверхности.

Лучше всего для исследования иметь свежий материал, так как гербарный материал бывает сильно загрязнен посторонними частицами, которые при больших увеличениях (1000—5000 раз) не позволяют рассмотреть истинную структуру поверхности исследуемого объекта. Предварительно объект обезвоживается в 70° спирте.

Цветковые чешуи и лодикулы бамбуков были взяты в период цветения у растений, произрастающих в Батумском ботаническом саду. Материал зафиксирован в 70° спирте. Вынутый из спирта обезвоженный объект помещался на несколько минут для испарения спирта на фильтровальную бумагу, а затем закреплялся контактным клеем на столике электронного микроскопа, после чего столик помещался в камеру напылительного вакуумного поста для напылении металлом (аллюминием, золотом, серебром, сплавом золота с палладием), обладающим достаточно большим коэффициентом вторичной эмиссии электронов.[1] Предметный столик с покрытым маталлической пленкой объектом помещался в растровый электронный микроскоп, в котором очень тонкий (150—300 Å в диаметре) электронный луч прочерчивает по поверхности объекта кадр, просматриваемый и регистрируемый на экране кинескопа. Для сокращения времени облучения объекта и тем самым уменьшения заряда его, искажающего картину, фотосъемка производилась на высокочувствительную негативную фотопленку — ГОСТ 65 и 130 ед. при различном увеличении (от ×500 до ×6500).

Результаты исследования

Анализ структуры поверхности цветковых чешуй и лодикул этого вида бамбука показал, что у них в эпидермисе содержатся все типы специализированных клеток, свойственные эпидермису листа злаков. Среди них можно выделить основные клетки эпидермиса, парные клетки, клетки, похожие на окремнелые бугорки, устьица и трихомы, покрывающие почти всю поверхность чешуй и лодикул (см. табл. 1 на вклейке).

У бамбуков различаются кроющие трихомы (волоски) различных типов, трихомы, расположенные на верхушке чешуй и лодикул, одноклеточные длинные с заостренной верхушкой; можно встретить длинные тонкостенные двухклеточные волоски, верхняя клетка этих волосков часто отмирает и остается одна нижняя клетка волоска с тупой верхушкой (табл. 1). Вся остальная поверхность покрыта короткими трихомами в форме шипиков, они имеют слегка изогнутую форму с заостренной верхушкой и с углублением (вмятиной) в основании, их поверхность покрыта слабым налетом воска. Основание шипиков толстостенные, пронизано большим количеством пор.

Основные клетки эпидермиса имеют удлиненную форму. Оболочки сильноизвилистые, с большим количеством пор в наружных стенках. Поры, расположенные вдоль антиклинальных оболочек, определены М. П. Жигар (1972) как краевые, а поры, расположенные в остальной части основных клеток, — как центральные.

Парные клетки представлены, как и у других злаков, двумя смежными клетками, отличающимися по структуре друг от друга. Одна из них мертвая, имеет окремневшую оболочку, другая — с опробковевшей оболочкой, содержит ядро и густую плазму. При рассмотрении с поверхности под сканирующим микроскопом четко видна лишь окремневшая клетка. Она имеет четырехугольную форму с выемкой с двух сторон посредине. Опробковевшая клетка под этим микроскопом не просматривается, оболочка ее сливается с поверхностью оболочек основных клеток эпидермиса.

---

[1] Для некоторых японских сканирующих электронных микроскопов при малых увеличениях и напряжениях напыление не обязательно.

Устьица у цветковых чешуй и лодикул бамбуков — типичные для злаков, имеют гантелевидную форму. Под сканирующим микроскопом замыкающие клетки устьица не обнаруживаются, видна только щель устьица (табл. I).

Типичных окремнелых бугорков, которые наблюдаются у цветковых чешуй пшеницы, у бамбука нет, но имеются короткие клетки округлой формы, очень похожие на окремнелые бугорки. Они имеют толстую оболочку, с большим количеством пор. Располагаются эти клетки главным образом рядом с шипиками. Они несколько возвышаются над поверхностью цветковых чешуй, располагаются поперечными рядами, образуя ребристость, которая особенно хорошо видна при рассмотрении с помощью сканирующего микроскопа (табл. I). С его помощью нам удалось обнаружить, что оболочки основных эпидермальных клеток и клеток, похожих на окремнелые бугорки, покрыты как бы сосочками или бородавчато-подобными выростами, имеющими более светлые очертания по сравнению с другими частями оболочки. Это так называемые микробугорки, которые в световом микроскопе не видны. Располагаются они цепочкой вдоль антиклинальных стенок клеток, над поровыми каналами (табл. I). Расположение всех специализированных клеток строго определенное у каждого органа. Расположение их по поверхности у цветковых чешуй отличается от расположения у лодикул, у каждой из них поверхность верхней части отличается от нижней и средней. Поверхность краев чешуй и лодикул также имеет свои особенности.

Нижняя цветковая чешуя. Наружный эпидермис нижней цветковой чешуи бамбука состоит из клеток различных типов. Их расположение в верхней и центральной части чешуи, а также в ее краевых и базальной частях весьма различно (табл. II, см. вклейку). В верхней части чешуи сосредоточены главным образом короткие жесткие волоски-шипики, которые покрывают почти всю поверхность этой части чешуи.

Над жилками в средней части чешуи расположены удлиненные основные клетки эпидермиса, волоски-шипики, двуклеточные волоски, устьица и парные клетки. Основные клетки эпидермиса имеют очень толстые извилистые бугристые оболочки с большим количеством пор. Четко видна продольная бороздчатость поверхности эпидермиса. Бугорки в оболочке основных клеток располагаются продольными рядами (табл. II, *а*). По мере удаления от средней жилки к краям чешуи наблюдается усиление извилистости продольных стенок основных клеток эпидермиса. Устьица располагаются по краям средней жилки с двух сторон продольными рядами и как бы погружены между основными эпидермальными клетками, имеющими толстые оболочки. Устьиц в этой части чешуи очень много. Тонкие двухклеточные волоски встречаются редко. Так же мало в этой части чешуи парных клеток (табл. II, *а*).

Между жилками в центральной части нижней цветковой чешуи располагаются основные клетки эпидермиса, волоски-шипики и клетки, похожие на окремнелые бугорки. Парных клеток в этой части чешуи нет и очень редко встречаются двухклеточные волоски. Структура эпидермиса в средней части чешуи между жилками поперечно-волнообразная. Клетки, подобные окремнелым бугоркам, располагаются довольно густо, прилегая к основанию волосков-шипиков и образуют как бы поперечный гребень (табл. II, *б*).

Ближе к краям чешуи в средней части находятся длинные одноклеточные волоски, устьица (вдоль жилок) и волоски-шипики. Все волоски направлены верхушкой в сторону верхней части чешуи (табл. II, *в*).

В основании чешуи извилистость стенок основных клеток эпидермиса незначительная. Поверхность эпидермиса в этой части чешуи более гладкая, образуется как бы легкая продольная бороздчатость. Микробугорки в оболочке основных клеток отсутствуют. В основании этой чешуи находится большое число парных клеток. Окремневшая клетка, просматриваемая хорошо в сканирующем микроскопе, имеет форму восьмерки, удлиненной по длине чешуи; эти клетки отличаются как по форме, так и по размерам от подобных им клеток, расположенных в средней части чешуи вдоль жилок, а также по ее краям (табл. II, *г*).

Верхняя цветковая чешуя. Эпидермис верхней цветковой чешуи *Phyllostachys bambusoides*, хотя и состоит из тех же элементов, что и эпидермис нижней цветковой чешуи, но тем не менее обладает некоторым своеобразием. Чешуя на верхушке раздвоена и густо покрыта короткими одноклеточными волосками (табл. III, *а*, см. вклейку). В средней части чешуи вдоль жилок располагаются в большом числе разных размеров шипики, а продольными рядами — устьица и небольших размеров парные клетки. В отличие от нижней цветковой чешуи двухклеточных волосков в этой части нами не обнаружено; парных клеток много (табл. III, *б*). Оболочки основных клеток очень извилистые, с множеством пор, их поверхность покрыта сосочками или бородавчатыми микробугорками. Поверхность эпидермиса в средней части чешуи продольно-бороздчатая. Шипики в этой части чешуи имеют крупное основание округлой формы, очень пористое, концы шипиков сильно заострены. Устьица, так же как и у нижней цветковой чешуи, имеют удлиненную форму, но расположены редко между основными клетками эпидермиса (табл. III, *б*). Клетки, похожие на окремнелые бугорки, встречаются так же редко, располагаются главным образом в средней части чешуи между жилками, поверхность их, как и поверхность оболочек основных клеток эпидермиса, покрыта сосочками (микробугорками). В этой части чешуи много коротких волосков-шипиков (табл. III, *в*).

Краевые части чешуи пленчатые. Оболочки основных клеток эпидермиса пленчатого края чешуи без извилин, почти прямолинейные; слабоизвилистые оболочки имеют только клетки, несущие волоски. Волоски густо покрывают край чешуи, они короткие, но довольно толстые, напоминают по форме шипики. В этой части чешуи можно обнаружить также устьица и парные клетки.

Поверхность нижней части верхней цветковой чешуи довольно гладкая. Оболочки клеток эпидермиса тонкие, имеют очень слабую извилистость, основные клетки широкие, но короткие. В этой части чешуи расположено много парных клеток; окремневшие клетки имеют вид лепешек со слегка вегнутой серединой, по форме и размерам они отличаются от подобных клеток нижней цветковой чешуи. Клетки эпидермиса верхней цветковой чешуи в нижней ее части также отличаются от нижней цветковой чешуи тонкими стенками и меньшими размерами (табл. III, *г*).

Лодикула. Эпидермис лодикул, в отличие от эпидермиса цветковых чешуй, имеет ряд особенностей. На верхушке лодикул имеется много густо расположенных одноклеточных волосков с острыми концами. Такие же одноклеточные волоски разных размеров располагаются по краю лодикулы, главным образом в ее верхней части (табл. IV, *а*, см. вклейку). В самой верхней части лодикул шипики встречаются редко. Структура поверхности всех частей лодикулы (верхней, средней, нижней и краевых частей) неодинакова. Несколько отступя от верхушки оболочки основных клеток очень извилистые, много шипиков и парных клеток, расположенных довольно густо. Поверхность эпидермиса средней части лодикул продольно-бугристая. По поверхности между жилками редко расположены шипики, двухклеточные волоски и парные клетки. Шипики короткие, имеют форму лодочки, наверху заостренные. Эпидермис, расположенный над жилками, по своей структуре отличается от эпидермиса этой же части цветковых чешуй, у которых над жилками имеется большое число шипиков и двухклеточных волосков, эпидермис же лодикул в этих частях содержит много парных клеток, шипики и волоски отсутствуют (табл. IV, *б*). Кроме того, оболочки клеток эпидермиса лодикул менее извилистые, более тонкие, с меньшим количеством бугорков. Устьица, так же как и у цветковых чешуй, располагаются вдоль жилок по обе стороны, но их мало, они имеют, по сравнению с устьицами цветковых чешуй, более округлую форму и несколько выступают над основными клетками эпидермиса (табл. IV, *б*). Окремневшие клетки парных клеток имеют четырехугольную форму с вогнутыми посредине краями. На месте перехода пленчатой части лодикулы к утолщенной располагается много парных клеток, шипики в этой части лодикулы встречаются редко, они располагаются главным образом только в ее верхней части.

Поверхность эпидермиса самой нижней части лодикул гладкая. Оболочки клеток извилистые, но не бугристые. Форма основных клеток самая разнообразная — от коротких широких до узких длинных. Между основными клетками эпидермиса располагаются парные клетки и, редко, одноклеточные волоски (табл. IV, *в*, *г*).

Клетки эпидермиса краевой части лодикул также лишены бугристости; по своей структуре эпидермис здесь несколько напоминает поверхность нижней части лодикул.

Сканирующий микроскоп позволил нам изучить и выявить более тонкую структуру поверхности эпидермиса цветковых чешуй и лодикул, рассмотреть детали, которые не просматриваются в световом микроскопе. Оба этих метода микроскопирования, световой и электронный, как бы дополняют друг друга, дают возможность более полно и точно изучить структуру всех специализированных клеток эпидермиса злаков.

Наше исследование показало, что эпидермис чешуй и лодикул бамбуков, как и других злаков, представляет собой довольно сложную в структурном отношении ткань, включающую различные специализированные элементы — устьица, парные клетки, клетки, подобные окремнелым бугоркам, трихомные образования — одноклеточные и двухклеточные волоски и волоски-шипики. Структура абаксиальной поверхности эпидермиса цветковых чешуй и лодикул имеет существенные различия. Эти различия проявляются как между цветковыми чешуями и лодикулами, так и в пределах отдельных частей каждой из них (в их верхней, средней, нижней части и по краям чешуи).

Наблюдается строгая локализация специализированных клеток по длине чешуй и лодикул. Так, в самой верхней их части и по краям расположены одноклеточные волоски; в средней части вдоль жилок — шипики, двухклеточные волоски, устьица и парные клетки; в средней части между жилками — шипики, двухклеточные волоски, клетки, похожие на окремнелые бугорки; в нижней их части — парные клетки. Исключение составляют лодикулы, у которых в эпидермисе над жилками шипики не обнаруживаются, а в основании лодикулы встречаются одноклеточные волоски.

Можно отметить определенную корреляцию в локализации специализированных клеток. Шипики с пористым основанием и клетки, похожие на окремнелые бугорки, возникают и располагаются в тех местах поверхности эпидермиса чешуй и лодикул бамбуков, которые не заняты устьицами и парными клетками. Под участками эпидермиса, занятыми шипиками и клетками, похожими на окремнелые бугорки, располагается гидроцитная ткань. Создается очень взаимосвязанная гидроцитная система, способствующая водному и солевому обмену как цветковых чешуй, так и лодикул. Устьица приурочены к участкам хлоренхимы, непосредственно примыкающей к эпидермису.

Таким образом, все специализированные клетки эпидермиса чешуй и лодикул связаны с внутренними тканями общими функциями. На такую же коррелятивную связь указывал К. Ж. Сыбаибеков (1966), изучая тканевые структуры в чешуях колоса различных сортов пшеницы.

Использование сканирующего микроскопа позволило нам выявить, что поверхность оболочек основных клеток эпидермиса у бамбука неровная, сильнобугристая с большим числом микробугорков, расположенных над поровыми каналами в антиклинальных оболочках наружных стенок этих клеток. Поверхность нижней цветковой чешуи в средней части над жилками продольно-волнистая, между жилками поперечно-волнистая. Вся поверхность верхней цветковой чешуи и лодикул продольно-волнистая.

Если исходить из высказываний ряда авторов (Александров, Александрова, 1940; Мирославов, 1963; Сыбанбеков, 1966, и др.), что окремнелые бугорки являются одними из элементов системы гидроцитных тканей, обеспечивающих транспирацию, то следует признать, что роль цветковых чешуй и лодикул бамбуков (у которых клеток, подобных окремнелым бугоркам, очень много) в этом важном процессе довольно значительная.

Наличие в эпидермисе цветковых чешуй и лодикул бамбуков таких специализированных клеток, как устьица, клетки, похожие на окремнелые бугорки, парные клетки и трихомные образования, свидетельствует о выполнении ими выделительной функции, участии в солевом обмене и водном режиме растения. Роль лодикул в этих физиологических процессах растения равнозначна роли цветковых чешуй. Шипики, покрывающие почти всю поверхность цветковых чешуй и лодикул, выполняют, на наш взгляд, не только защитную функцию, но и играют большую роль в водном режиме. Весьма вероятно, что особенности расположения специализированных клеток в эпидермисе цветковых чешуй и лодикул могут быть использованы в систематике как один из признаков при диагностике видов.

Использование сканирующего микроскопа, как показали наши исследования, дает широкую возможность для познания тонкой структуры всех специализированных клеток эпидермиса злаков, их топографии и поможет в разрещении ряда вопросов как функционального, так и систематического характера.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., О. Г. Александрова. (1940). Распределение и строение ассимиляционной ткани в колосе пшеницы. ДАН СССР, XXVII, 5. — Александров В. Г., А. В. Добротворская. (1959). Физиологическая анатомия эпидермы листоподобных органов колоса пшеницы. Бот. ж., 44, 6. — Жигар М. П. (1972). Морфология и распределение пор в наружных стенках клеток эпидермиса злаков. Бот. ж., 57, 11. — Кравкина И. М., Е. А. Миросланои. (1969). Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса некоторых злаков. Бот. ж., 54, 9. — Мирославов Е. А. (1963). О структурных особенностях колоса пшеницы в связи с водным режимом растений. Бот. ж., 48, 12. — Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосемянных растений. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum*. Бот. ж., 43, 8. — Сыбанбеков К. Ж. (1965). К вопросу о функциональном значении чешуй колоса у пшеницы. Бот. ж., 50, 12. — Сыбанбеков К. Ж. (1966). Особенности расположения тканевых структур в чешуях колоса различных сортов пшеницы. Бот. ж., 51, 9. — Baum B. R., V. E. Hadland. (1973). A scanning electron microscopic study of epicuticular waxes of glumes in *Avena magna*, *A. murphyi* and *A. sterilis*. Canad. J. Bot., 51, 12. — Maeda Eizo, Hiroshi Miyake. (1973). Surface structure of rice leaf blades observed by scanning electron microscope. Proc. Crop. Sci. Soc. Jap., 42, 3. — Prat H. (1932). L'epiderme des graminées. Etude anatomique et systematique. Ann. Sci. Nat., sér. 10, 14. — Soni S. L., P. B. Kaufman, R. A. Jones. (1972). Electron microscope analysis of the distribution of silicon and other elements in rice leaf epidermis. Bot. Gaz., 133 : 66—72.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 X 1974.

SUMMARY

The structure of abaxial surfaces of flowering glumes (the lower and the upper ones) and of ventral lodicules in the bamboo *Phyllostachys bambusoides* Siebold et Zucc. has been studied by means of light and scanning microscopes.

Appriciable differences in the structure of epidermis of flowering glumes and lodicules, as well as among their different parts — the upper, the middle, the lower and the marginal ones — have been revealed.

УДК 581.132+581.134.1 : 631.525 : 621.9.036+635.976 (477.9)

Г. В. Куликов, З. П. Ярославцева, Н. Г. Чемарин

ОСОБЕННОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И КРАХМАЛОНАКОПЛЕНИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В КРЫМУ ВЕЧНОЗЕЛЕНЫХ И ЛИСТОПАДНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

G. V. KULIKOV, Z. P. YAROSLAVTSEVA, N. G. CHEMARIN.
PECULIARITIES OF PHOTOSYNTHESIS
AND STARCH STORAGE IN EVERGREEN AND DECIDUOUS TREES
AND BUSHES INTRODUCED IN CRIMEA

В статье приводятся результаты сопряженных сравнительных исследований сезонной ритмики интенсивности фотосинтеза листа у вечнозеленых и листопадных видов различного географического происхождения сем. маслинных с анализом роста годичных побегов и накопления запасного крахмала в тканях листа. Обнаружена специфичность во внешних проявлениях ассимиляционной деятельности листьев у интродуцированных вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму.

Предполагается, что первичные покрытосемянные были вечнозелеными (Hallier, 1912; Гулисашвили, 1967). Листопадность, очевидно, прогрессивный адаптивный признак к похолоданию и иссушению климата, возникший в процессе отбора видов растений с различной по устойчивости наследственной основой. Листопадность не только дает возможность растениям проникнуть в области крайних условий существования, но стимулирует все физиологические процессы организма и поднимает его на более высокий общий жизненный уровень. Однако сравнительных исследований фотосинтетической активности листьев у вечнозеленых и листопадных древесных растений немного, хотя они представляются весьма необходимыми для познания эволюционно-экологических черт этих групп растений.

Неоднократно отмечалось (Келлер, 1929; Василевская, 1954; Куликов, 1972), что сравнительно-физиологический и в особенности экологический анализ растений целесообразнее проводить в пределах определенных таксонов, например видов в пределах рода, семейства.

Н. Л. Коссович (1959) выявила специфичность фотосинтеза у видов в пределах рода, изучая некоторые виды ив и лиственниц. И. Л. Захарьянц с сотрудниками (1971) показали, что отдельным семействам (преимущественно травянистых растений) свойственна характерная для них фотосинтетическая деятельность листьев. Поэтому и в нашей работе специфичность фотосинтеза у вечнозеленых и листопадных древесных растений изучалась у 14 экологически различных представителей сем. *Oleaceae*, произрастающих в парках арборетума Никитского ботанического сада (табл. 1).

Нами велось сравнительное изучение особенностей ритма годичного хода потенциальной интенсивности фотосинтеза листа у вечнозеленых и листопадных интродуцированных видов сем. маслинных на экземплярах различного географического происхождения с анализом роста годичных побегов и накопления запасного крахмала в тканях листа.

ТАБЛИЦА 1

Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза (ИФ) у видов сем. *Oleaceae*, мг $CO_2 \frac{\text{г сух. в.}}{\text{час}}$

Вид	Географическое происхождение	Жизненная форма	Дата наблюдения	Максимальная ИФ
Fraxinus mariesii Hook.	Центр. Китай	Листопадное дерево	18 V 1970	835
			20 V 1971	129
F. ornus L.	Южн. Европа Мал. Азия	То же	18 V 1970	710
			20 V 1971	152
F. oxycarpa Willd.	Южн. Европа (Крым)	» »	18 V 1970	517
			20 V 1970	117
F. viridis Michx.	Сев. Америка	» »	15 V 1970	460
			19 V 1971	87
Ligustrum vulgare L.	Южн. и Средн. Европа (Крым), Кавказ, Сев. Африка	Листопадный (полувечнозеленый) кустарник	14 IV 1970	180
			20 IV 1971	97
L. delavayanum Hariot.	Китай (Сычуань, Юньнань)	Вечнозеленый кустарник	14 IV 1970	96
			18 IV 1971	95
L. japonicum Thunb.	Япония, п-ов Корея	То же	15 V 1970	73
			10 VI 1971	73
Phillyrea angustifolia L.	Зап. Средиземноморье	» »	16 IV 1970	103
			11 VI 1971	69
Ph. media L.	Вост. Средиземноморье	Вечнозеленое дерево (деревце)	15 V 1970	77
			17 V 1971	96
Ph. latifolia L.	То же	Вечнозеленое деревце (кустарник)	16 IV 1970	42
			11 VI 1971	58
Olea europaea L.	Средиземноморье	Вечнозеленое дерево (деревце)	13 V 1970	36
			12 I 1971	12
Osmanthus fortunei Carr.	Гибрид	Вечнозеленый кустарник	23 IV 1970	25
			11 VI 1971	22
O. fragrans Lour.	Китай, Гималаи, Индия, Япония	Вечнозеленое деревце (кустарник)	10 VII 1971	18
			17 V 1971	25
O. ilicifolia Mouill.	Япония, Тайвань	Вечнозеленый кустарник (деревце)	12 V 1970	20
			10 XI 1971	15

Интенсивность фотосинтеза определялась радиометрическим методом по О. В. Заленскому, О. А. Семихатовой, В. Л. Вознесенскому (1955) в лабораторных условиях (постоянная освещенность 19 000 люкс), радиоактивность препаратов измерялась счетчиком Т-25БФЛ.

Кривые годичных изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза строились по величинам ее у листьев, срезанных утром (в 10 часов).

Методика измерений роста оси годичных побегов и листьев была обычной. Весной, в период развития годичных побегов из почек возобновления, периодически регистрировалась длина оси побега, длина и ширина листьев до полного прекращения их видимого роста. Наблюдения за сезонным развитием растений проводились по общепринятой фенологической методике. Динамика накопления крахмала в тканях листа определялась реакцией Люголя.

Погодные условия 1970—1971 гг. в основном были типичными для полусухих субтропиков Южного берега Крыма. Однако в 1971 г. наблюдалась редкая по напряженности (впервые за последние 42 года) почвенная и воздушная засуха. Бездождный период по существу длился с января по октябрь. В холодный период минимальная температура воздуха (в феврале опускалась до —8.3°) наблюдалась значительно ниже, чем в 1970 г.

Результаты и обсуждение

Особенности годичного хода потенциальной интенсивности фотосинтеза у изученных листопадных видов сем. *Oleaceae* показаны на рис. 1—3 и в табл. 2. Обнаружена специфичность внешних проявлений фотосин-

ТАБЛИЦА 2

Годичные изменения наибольших величин за месяц потенциальной интенсивности фотосинтеза (в мг $CO_2 \frac{\text{г сух. в.}}{\text{час}}$) и крахмалонакопления (в баллах, в скобках) у видов сем. *Oleaceae*

Вид	Год	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Fraxinus mariesii	1970	—	—	—	—	835	180	19	64	24	1	—	—
					(0)	(4)	(3)	(0)	(0)	(0)	(4)	(0)	
	1971	—	—	—	—	129	105	14	31	38	31	—	—
F. oxycarpa	1970	—	—	—	456	517	91	19	12	7	0.8	—	—
					(0)	(4)	(4)	(2)	(0)	(2)	(2)	(0)	
	1971	—	—	—	3	117	7	9	13	8	11	19	
F. ornus	1970	—	—	—	471	710	24	11	23	11	11	6	—
					(0)	(4)	(4)	(3)	(0)	(1)	(3)	(4)	—
	1971	—	—	—	24	152	18	7	18	25	39	15	—
Ligustrum delavayanum	1970	52	36	27	65	61	13	14	27	10	7	15	10
		(0)	(3)	(4)	(4)	(4)	(4)	(0)	(2)	(0)	(3)	(2)	(0)
	1971	20	10	15	9	95	25	12	25	30	8	15	9
L. japonicum	1970	29		14	26	73	9	4	5	2	5	8	4
		(2)	27 (1)	(4)	(4)	(4)	(2)	(0)	(3)	(3)	(0)	(3)	(0)
	1971	13	7	7	7	8	40	4	3	7	4	22	7
Olea europaea	1970	3	22	16	17	36	28	20	30	17	11	9	0
		(0)	(0)	(1)	(4)	(4)	(3)	(2)	(0)	(3)	(4)	(4)	(2)
	1971	9	4	5	6	6	25	19	18	25	20	17	6
Osmanthus fortunei	1970	—	—	—	25	24	9	10	8	5	5	5	7
		(0)	(2)	(4)	(4)	(3)	(0)	(0)	(4)	(2)	(0)	(0)	(0)
	1971	4	2	6	11	1	13	5	6	4	3	7	5
O. fragrans	1970	—	—	—	12	20	5	13	10	6	11	8	14
		(0)	(3)	(4)	(4)	(4)	(4)	(0)	(0)	(4)	(0)	(0)	(1)
	1971	16	17	—	—	25	12	15	13	14	3	12	6
Phillyrea latifolia	1970	56	49	20	55	66	31	15	22	10	20	9	10
		(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(3)	(2)	(4)	(3)	(3)	(4)	(3)
	1971	10	4	9	13	18	44	22	12	13	13	16	14
Ph. angustifolia	1970	19	16	22	77	64	29	13	21	9	20	9	2
		(3)	(0)	(4)	(4)	(4)	(0)	(0)	(2)	(1)	(0)	(1)	(0)
	1971	7	3	4	3	17	38	13	15	11	15	14	6
Ph. media	1970	41	24	15	50	76	28	16	15	8	8	8	4
		(0)	(4)	(4)	(4)	(4)	(4)	(3)	(3)	(3)	(3)	(4)	(0)
	1971	10	4	7	8	96	28	9	12	12	20	19	11

тетической деятельности у листопадных и вечнозеленых растений. У изученных листопадных видов (особенно у ясеней) она значительно превышает таковую у вечнозеленых растений (табл. 1). В порядке убывания

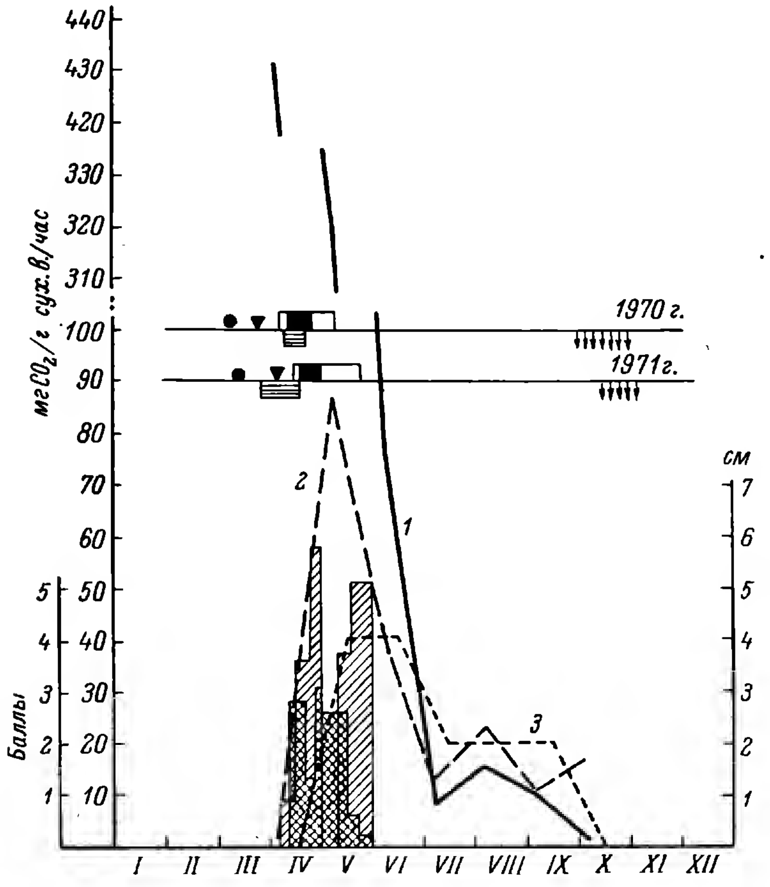


Рис. 1. Годичные изменения наибольших суточных величин (по месяцам) потенциальной интенсивности фотосинтеза в 1970 г. (*1*), в 1971 г. (*2 кривая*) и крахмалонакопления (*3*) у *Fraxinus viridis.*

Слева по оси ординат — интенсивность фотосинтеза и количество крахмала в мезофилле листа (в баллах по Генкелю, 1952); *справа* — величины прироста оси побега, где по оси абсцисс — прирост за 1970 г. (*односторонняя штриховка*) и 1971 г. (*двусторонняя штриховка*). На горизонтальных фенологических осях: *черный кружок* — набухание почек; *треугольник* — почка лопнула; *прямоугольник без штриховки* — период роста листа; *черный прямоугольник* — период максимального роста листа; *прямоугольник с горизонтальной штриховкой* — период цветения; *прямоугольник с вертикальной штриховкой* — период плодоношения; *вертикальные стрелки* — период листопада.

максимальной потенциальной фотосинтетической активности листьев изученные представители родов распределились следующим образом:

Fraxinus — mariesii → oxycarpa → viridis
↓
Ligustrum — vulgare
↓
Ligustrum — delavayanum → japonicum
↓
Phillyrea — angustifolia → media → latifolia
↓
Olea — europaea
↓
Osmanthus — fortunei → fragrans → ilicifolia.

Однако высокие величины потенциального фотосинтеза у ясеней (400—800 мг $CO_2\frac{\text{г сух. в.}}{\text{час}}$), полученные весной 1970 г., требуют дополнительной проверки их реальности. Склероморфные вечнозеленые средиземноморские и восточноазиатские представители *Phillyrea*, *Olea*, *Osmanthus* (в особенности представители двух последних родов) имели крайне незначительные абсолютные величины интенсивности фотосинтеза в течение года, свойственные, по-видимому, этим филогенетически близким родам и в далеком геологическом прошлом.

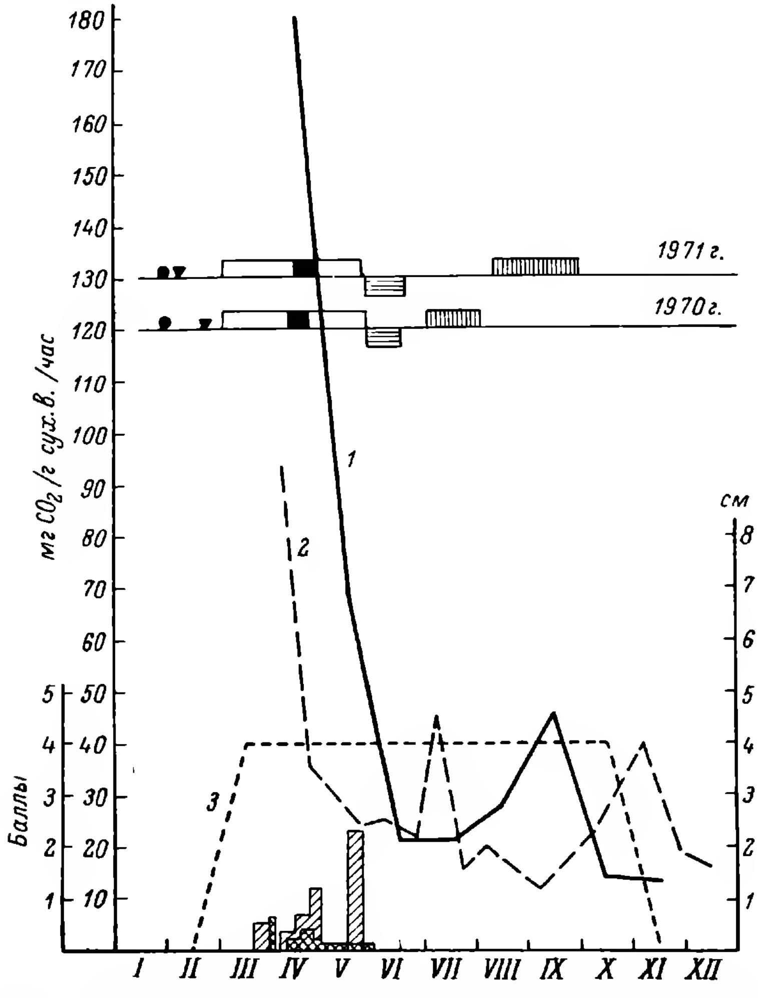


Рис. 2. Годичные изменения наибольших суточных величин (по месяцам) потенциальной интенсивности фотосинтеза в 1970—1971 гг. у *Ligustrum vulgare*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Исследованиями Гуттенберга и Бура (Guttenberg, Buhr, 1935) отмечены незначительные абсолютные величины интенсивности фотосинтеза у *Olea* (37 мг CO_2/дм^2/час) и *Phillyrea* (около 12 мг CO_2/дм^2/час.). Авторы полагают, что необеспеченность влагой в летний период ослабляет ассимиляцию средиземноморских растений. Безусловно засуха значительно влияет на абсолютные величины фотосинтеза, что мы наглядно видим из сравнения кривых изменения интенсивности фотосинтеза в течение 1970 и крайнего по напряжению засухи 1971 года. Однако во всех случаях, независимо от года наблюдений, от географического происхождения видов и их гидрофильности (ксеромезофиты), все изученные нами вечнозеленые древесные растения имели по сравнению с листопадными в большей или меньшей степени низкий уровень фотосинтеза и многовершинную кривую его изменений в течение года. Изменения фотосинтеза в течение года у изученных листопадных видов представлены четкой одновершинной кривой с высокой ассимиляционной активностью листьев в период их весеннего роста. По-видимому, у листопадных растений происходит очень быстрое старение фотосинтетического аппарата и поэтому им необходимо в короткий период синтезировать все необходимые вещества для нормальной жизнедеятельности. Одним словом, чем короче период роста и развития, тем более усиливается фотосинтетическая работа листа.

Исследованиями М. Н. Чрелашвили (1971) также показано, что вечнозеленые растения имеют низкую энергию фотосинтеза. Наиболее низкий уровень фотосинтеза присущ, по Чрелашвили, хвойным древесным растениям, затем, в порядке возрастания его энергии, вечнозеленым лиственным, затем листопадным древесным породам. Наибольшей энергией фотосинтеза отличаются однолетние травянистые виды. Следовательно, вечнозеленым растениям, по сравнению с эволюционно прогрессивными листопадными, свойствен более низкий фотосинтез, возможно сохранивший свои примитивные «реликтовые» черты со времен прошлых геологических эпох. Для изученных представителей сем. маслинных в пределах рода характерна близкая направленность годичных изменений интенсивности фотосинтеза. Следовательно, фотосинтетическая ритмика листа древесных растений тесно связана с систематической принадлежностью видов.

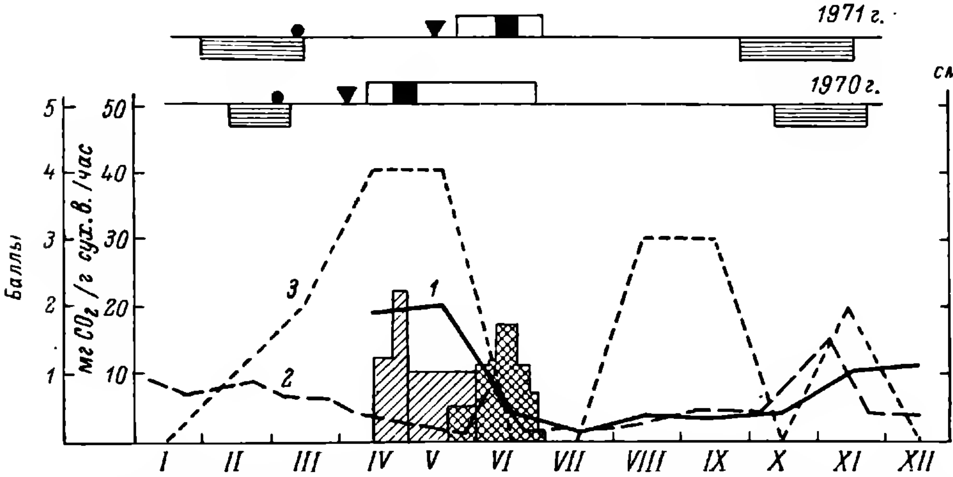


Рис. 3. Годичные изменения наибольших суточных величин (по месяцам) потенциальной интенсивности фотосинтеза в 1970—1971 гг. у *Osmanthus ilicifolia*.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Общеизвестно, что на абсолютные величины потенциальной интенсивности фотосинтеза растений и годичные изменения ассимиляционной деятельности листьев влияет комплекс внутренних и внешних факторов. Сложность воздействия на фотосинтез каждого из факторов и взаимоотношений между ними и обусловливают различную степень реализации потенциальных возможностей ассимиляции у растений.

Так, в наших опытах прослеживается определенная и довольно четкая связь между максимальной величиной фотосинтеза в течение года и периодом интенсивного роста побегов, а также накоплением в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений запасного крахмала. У всех изученных нами видов максимальная фотосинтетическая активность листьев наблюдалась в период максимальных приростов листьев и оси побега. Для средиземноморских вечнозеленых гемиксерофитов (маслина, филлиреи) она приходилась на июнь, для восточноазиатских османтусов и бирючин на май—июнь, а для листопадных видов (бирючин, ясеней) на апрель—май. Смещения максимальных величин фотосинтеза в 1970—1971 гг. были обусловлены различиями в метеорологических условиях этих лет наблюдений. Связь фотосинтеза с ростом и развитием вегетативной сферы растений отмечена в литературе (Любименко, 1935; Коновалов и др., 1959). С. Фазылова (1960) определила, что у миндалей, как и у ясеней в нашем случае, вегетативные изменения фотосинтеза представлены четко выраженной одновершинной кривой с максимумом в ранние периоды развития растений (середина мая). В последующем ходе вегетации интенсивность фотосинтеза снижается. У длительно вегетирующих растений (какими в наших опытах являются субтропические вечнозеленые) фотосинтез понижается менее резко. Для вечнозеленых и листопадных древесных растений очевидна своя специфическая изменчивость деятельности фотосинтетического аппарата в ходе вегетации, но максимальная фотосинтетическая активность этих двух групп растений приходится, как правило, на период интенсивного роста их побегов, причем у листопадных видов она более выражена.

Развитие генеративной сферы растений также оказывает определенное влияние на фотосинтез изученных видов, хотя и меньшее, чем влияние вегетативной сферы. У филлирей и маслины европейской цветение не стимулирует фотосинтез листьев, у маслины при переходе в фазу цветения фотосинтез даже падает. У османтусов же, наоборот, при зацветании видов интенсивность фотосинтеза повышается, однако после цветения она снова падает. С созреванием плодов, как правило, интенсивность фотосинтеза повышалась у всех изученных плодоносящих видов.

Накопление запасов крахмала в хлоренхиме листьев является результатом их фотосинтетической деятельности и в то же время косвенно может влиять на этот важный физиологический процесс.

Имеются противоречивые данные о влиянии накопления ассимилятов в листе растений, в частности крахмала, на интенсивность фотосинтеза. Однако М. Н. Чрелашвили (1941) и Е. Рабинович (1951) придают большое значение влиянию на фотосинтез типа углеводного обмена растений. У тех растений, избыточные углеводы которых превращаются в крахмал, реже снижается фотосинтез при накоплении ассимилятов, это снижение чаще отмечается у растений, накапливающих сахар. Захарьянц с сотрудниками (1971), исследуя некоторые травянистые виды, нашли, что для растений «сахарозного типа» характерна относительно низкая интенсивность фотосинтеза, для крахмалонакопителей же — более высокая.

По нашим наблюдениям, изученные «крахмальные» представители сем. маслинных имеют различную интенсивность фотосинтеза. Депрессии и подъемы интенсивности фотосинтеза сопровождаются, как правило, депрессиями и подъемами в накоплении крахмала в тканях листа. Отсюда и специфичность в ритмике крахмалонакопления у вечнозеленых и листопадных видов сем. *Oleaceae*. У вечнозеленых и листопадных древесных растений присутствие крахмала в тканях листа отмечено в течение продолжительного периода их вегетации: от 6—8 (*Osmanthus fortunei*), до 12 месяцев (*Phillyrea latifolia*), у листопадных видов — от 3 (*Fraxinus mariesii*) до 6—8 месяцев (*Fraxinus ornus*, *Ligustrum vulgare*).

Вечнозеленые гемиксерофиты из Восточного Средиземноморья (маслина, филлирея широколистная и средняя) имеют незначительные колебания содержания крахмала в листьях в течение года. Он сохраняется в тканях листа на протяжении почти всего года, исчезая с наступлением пониженных температур или засушливого периода (маслина). Следуя ходу изменения интенсивности фотосинтеза, содержание крахмала у этих видов имеет 2 заметных подъема: в осенне-зимний период (сентябрь—декабрь — *Olea europaea*; ноябрь—январь — *Phillyrea media*) и весенне-летний. Филлирея узколистная из Западного Средиземноморья и вечнозеленые ксеромезофиты с пониженной зимостойкостью из гумидных областей Восточной Азии (бирючины, османтусы) имеют 3—4 выраженных подъема крахмалонакопления в листьях в течение года: в некоторые теплые периоды зимы (январь—февраль), в весенне-летний период (как правило, до августа) и в некоторые месяцы осени (октябрь—ноябрь). Исчезновение крахмала из листьев у этих видов совпадало с понижением температур зимой (филлирея узколистная, бирючина японская, б. Делавэйя, османтус Форчуна, о. душистый, о. падуболистый), максимум интенсивности фотосинтеза летом (филлирея узколистная, османтус Форчуна), летним или зимним цветением и плодоношением (филлирея узколистная, бирючина японская, б. Делавэйя, османтус падуболистный). Примечательно, что из османтусов у наиболее устойчивого к низким и высоким температурам вида *O. fortunei* обнаружено только 2 подъема крахмалонакопления в листьях.

У листопадных бореальных видов крахмал в листьях накапливается преимущественно в мае—июле, а у средиземноморских ясеней (*Fraxinus oxycarpa*, *F. ornus*) и восточноазиатского ясеня Мариеза наблюдался второй подъем накопления крахмала осенью (сентябрь—октябрь) перед листопадом. У бирючины обыкновенной на протяжении почти всей вегетации (с марта по октябрь) в листьях присутствует почти неизменное количество крахмала. Исчезновение крахмала наблюдалось с наступлением пониженных температур (бирючина обыкновенная) и наступлением засушливого летнего периода (ясени). Следовательно, если у вечнозеленых видов наблюдается смешанная функциональная роль запасного крахмала, то у листопадных — крахмал как продукт фотосинтеза имеет четко выраженное приспособительное защитное значение.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Генкель П. А. (1952). Крахмальная проба как один из методов диагностики засухоустойчивости растений. ДАН СССР, 86, 5. — Гулисашвили В. З. (1967). Происхождение древесной растительности субтропического и умеренного климатов и развитие наследственных особенностей. — Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. — Келлер Б. А. (1929). Основные установки и пути развития современной экологии. Сов. бот., 3. — Коновалов И. Н., Е. Н. Михалева, Ф. Л. Щепотьева, А. И. Побегайло. (1959). Об особенностях фотосинтеза у растений грецкого ореха в связи с географическим происхождением и процессом приспособления к новым условиям существования. В сб.: Проблемы фотосинтеза. — Коссович Н. Л. (1959). О фотосинтезе и дыхании различных видов некоторых родов древесных растений и о соотношении этих процессов как показателе роста и урожайности. В сб.: Проблемы фотосинтеза. — Куликов Г. В. (1972). Ксероморфизм и ксерофитизм вечнозеленых растений в связи с их интродукцией на Южный берег Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, V. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. — Рабинович Е. (1951). Фотосинтез. I. — Фазылова С. (1960). О фотосинтетической способности некоторых растений южных Кызылкумов. Узб. биол. ж., 4. — Чрелашвили М. Н. (1941). Влияние содержания воды и накопления ассимилятов в листе на энергию фотосинтеза и дыхания. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 5. — Чрелашвили М. Н. (1971). Фотосинтез и пластидные пигменты вечнозеленых древесных растений. Автореф. дисс. — Guttenberg H., H. Buhr. (1935). Studium über die Assimilation und Atmung Mediterraner Macchiopflanzen während der Regen und Trokenzeit Planta. Arch. wiss. Bot., 24, 2. — Hallier H. (1912). L'origine et la système phyletique des Angiosperms exposes à I'aide de leur arbre genealogique. Arch. Néerl., II, B. (Sci. Nat.), 1.

Никитский
ботанический сад,
г. Ялта.

Поступило 11 VII 1974.

SUMMARY

The article presents the results of comparative investigations of seasonal rhythms of photosynthesis intensity in leaves of evergreen and deciduous species of the *Oleaceae* family of different geographical origin correlated with the analysis of yearly shoots' growth and the depositing of storage starch in leaf tissues.

Specificity of external manifestation of assimilative activity of leaves in evergreen and deciduous arboreous plants introduced in Crimea has been found.

ТОМ 60 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1975, № 4

УДК 005 : 582.572.232

Л. И. Абрамова

О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ РОДА *POLYGONATUM* MILL.

L. I. ABRAMOVA. ON THE TAXONOMICAL STRUCTURE OF THE GENUS *POLYGONATUM* MILL.

В статье дан конспект рода *Polygonatum* Mill. в свете современных знаний по систематике купен с широким использованием материалов автора. При изучении таксономической структуры рода в основном использованы принципы, предложенные Бекером и В. Л. Комаровым. Род состоит из 3 секций: *Polygonatum*, *Verticillata* и *Oppositifolia*. Секция *Polygonatum* включает 5 рядов, из которых *Multipedicellata* описан по результатам изучения тропического вида *P. laoticum*. Подразделение секций *Verticillata* и *Oppositifolia* предпринято впервые; в составе первой описано 4 ряда: *Verticillata*, *Sewerzowiana*, *Sibirica*, *Grandiflora*, в составе второй — 2 ряда: *Oppositifolia* и *Pseudooppositifolia*. Морфологическое описание таксонов дополнено сведениями, полученными при их кариологическом изучении (Абрамова, 1971, 1973).

Таксономическая структура рода *Polygonatum* Mill. еще мало привлекала к себе внимание исследователей. В систематике купен обычно используется деление, заимствованное из единственного обстоятельного их описания, предпринятого Бекером (Baker, 1875) в мировом объеме. Хотя ко времени издания этого труда объем рода был недостаточно выявлен, работа Бекера и сейчас не потеряла своего значения. Особую же ценность представляет правильно установленный ее автором принцип объединения видов внутри рода по типу листорасположения. Соответственно род подразделяется на 3 секции: очереднолистные, мутовчатолистные и супротивнолистные купены. Признание листорасположения ведущим признаком не является случайным и отражает устойчивые связи между положением листьев и другими признаками, которые постоянно сохраняются на всем протяжении видовых ареалов. Коррелятивные зависимости не ограничиваются вегетативными признаками и одновременно распространяются на такие признаки, как количество цветков, размер общего цветоноса, окраска, форма и размеры околоцветника. Поэтому нельзя согласиться с П. Г. Горовым и Н. С. Павловой (1969 : 94), что классификация Бекера не может быть естественной из-за того, что она, по их мнению, опирается на один единственный признак — характер расположения листьев.

Более поздние работы, касающиеся вопросов систематики (Farwell, 1915; Nakai, 1943; Ohwi, 1965; Hara, 1966, 1971) и кариологии рода *Polygonatum* (Suomalainen, 1947; Therman-Suomalainen, 1949; Therman, 1953а, б, 1956; Kumar, 1959, 1960; Mehra, Pathania, 1960; Kawano, Iltis, 1963; Inoue, 1965; Абрамова, 1971), прямо или косвенно подтверждают обоснованность такого секционного деления.

В подавляющем большинстве флор и определителей виды этого рода объединяются по листорасположению в 2 или 3 хорошо различающиеся группы (Hooker, 1892; Комаров, 1901; Комаров, Клобукова-Алисова, 1931; Lecomte, 1934; Кнорринг, 1935; Ohwi, 1953, 1965; Ворошилов, 1966, и др.).

Используя накопившиеся к настоящему времени данные, эти группы можно охарактеризовать достаточно полно с учетом различных признаков. Последовательность их расположения в известной степени определяется таксономическим значением отдельных признаков.

Очередному листорасположению у купен сопутствуют: число цветков от 1 до 10 (у видов, произрастающих в СССР — от 1 до 5); околоцветники от воронковидных и колокольчатых до трубчатых с перетяжкой, при варьировании длины околоцветника от 0.6 до 3 см; окраска их белая с зеленоватыми долями отгиба; прицветники листовидные, пленчатые, рудиментарные в форме шипиков или отсутствуют; листья тонкие, от продолговатых до широкоовальных; стебли прямостоячие или наклонные; корневища ветвящиеся, от четковидных до цилиндрических; плод — темно-синяя ягода; основное число $x = 9$, 10; кариотип относительно симметричный, хромосомы крупные.

У видов с мутовчатым листорасположением чаще всего по 2 цветка на цветоносе, и только у некоторых — до 8—15; околоцветники трубчатые, от 0.8 до 2.2 см дл., белые с зеленоватыми долями отгиба или розоватые; прицветники пленчатые, при плодах — опадающие; листья тонкие, линейные или линейно-ланцетные, реже широколанцетные; стебли прямостоячие или лиановидные; корневища цилиндрические, с вытянутыми междоузлиями, редко — узловатые; плод — черная или красная ягода; основное число $x = 13, 14, 15$; кариотип асимметричный, хромосомы меньше по размерам, чем у купен с очередным листорасположением.

Виды с супротивными листьями бывают много- или одноцветковыми; околоцветники у них трубчатые или трубчатые с перетяжкой, белые, с красноватыми жилками, желтоватые или розоватые; прицветники неизвестны; листья кожистые, эллиптические, продолговатые или тонкие, линейные; стебли наклонные или прямостоячие; плод — красная ягода; основное число $x = 15$; кариотип асимметричный.

В. Л. Комаровым (Кнорринг, 1935) род *Polygonatum* в объеме флоры Советского Союза делится на 5 рядов, которые объединяют близкородственные эколого-географические расы. Трудности точного разграничения рядов заключаются прежде всего в том, что видами, произрастающими в СССР, не исчерпывается все богатство внутриродовых родственных связей. Генетическая неоднородность и неравноценность установленных рядов обусловили использование при их обосновании разных признаков. В качестве ведущих признаков нами рассматриваются: листорасположение, форма стебля и корневища, прицветники, число цветков на цветоносе, форма околоцветника.

Для уточнения системы купен представляется целесообразным, во-первых, совместить принципы их таксономического подразделения, предложенные Бекером и Комаровым, во-вторых, пересмотреть таксономическую оценку выделенных ими групп и, в-третьих, внести некоторые изменения в состав диагностических признаков.

Нельзя не считаться с тем, что надвидовые таксоны, установленные Бекером (1875), являются законными и приоритетными. В общем они правильно отражают структуру рода, и отказ от них не находит оправдания.

В связи с этим возникает вопрос о действительном таксономическом ранге секций Бекера — *Polygonatum* (= *Alternifolia* Baker), *Verticillata* Baker и *Oppositifolia* Baker. Если исходить из морфологических и кариологических отличий, то по комплексу признаков их можно рассматривать как самостоятельные роды. Однако такому решению противоречит одинаковый план строения цветков у представителей всех трех секций и, главное, то, что в листорасположении и в признаках кариотипов наблюдаются отчетливые и постепенные переходы между ними.

Так, у всех видов секции *Polygonatum* известно только очередное листорасположение, но уже в секции *Verticillata* такое единообразие нарушается. Среди мутовчатолистных купен одним из отличительных признаков *P. sewerzowii* служат 2 нижних очередных широких листа. В кариотипе этого вида имеется хромосома со вторичной перетяжкой Ma^c морфологически сходная с хромосомами, также со вторичными перетяжками, характерными для кариотипов типа *P. latifolium*. Приведенный пример представляет случай закрепленного смешанного листорасположения у одного из видов секции *Verticillata*. Нередко удается наблюдать и совершенно другое явление. При культивировании *P. roseum* в открытом грунте на территории Ботанического института АН СССР отдельные экземпляры имели очередные листья, исключая верхнюю мутовку. По всем остальным признакам (форме листа, строению цветка) эти растения обнаруживали свою принадлежность к *P. roseum*.

В связи с неблагоприятными климатическими и почвенными условиями *P. sewerzowii* в Ленинграде выращивался только в оранжерее, где растения почти всегда имели меньшие размеры и очередное листорасположение. В то же время нижние листья оставались широкими ланцетовидными, верхние — узкими линейными. Образцы со сходными признаками встречаются и в гербарии, вызывая сомнения относительно их принадлежности к какому-то определенному виду.

Во «Флоре Восточных Гималаев» (Нага, 1971) отмечается изменчивость *P. verticillatum* в отношении ширины листа, числа листьев н мутовке, длины цветоножек и размера цветка, приведены фотографии разных экземпляров этого вида, произрастающих в пределах исследованной местности; на рис. 12 дана фотография растения с частично очередным листорасположением.

Все изложенные факты свидетельствуют в пользу более позднего обособления видов с мутовчатым листорасположением в системе рода *Polygonatum* и о вероятном происхождении их от видов с очередными листьями. Однотипность строения цветков у купен из секции *Verticillata* прослеживается гораздо отчетливее, чем в двух других секциях. Тем более что вторичность мутовчатого листорасположения находит свое обоснование и в эволюционной морфологии растений (Тахтаджян, 1948).

Изменение числа листьев в мутовке у купен, по-видимому, зависит от высотной приуроченности местопроизрастания и от степени освещенности. Вопрос о природе возникновения мутовчатого листорасположения у них еще совершенно не изучен.

Общих кариотипических признаков у видов секций *Polygonatum* и *Verticillata* относительно мало, и это в первую очередь касается числа хромосом. Если для секции *Polygonatum* характерно $x = 9, 10$, то в секции *Verticillata* обычно встречаются $x = 13, 14, 15$. Общими для обеих секций являются 4 типа хромосом: L_m, M_s, Ma^c, S_s.

Наибольшие трудности связаны с изучением секции *Oppositifolia* в силу того, что ее виды произрастают за пределами СССР, и в гербариях хранится очень небольшое число образцов, а в ботанических садах они полностью отсутствуют. Подробное знакомство с литературой и гербарным материалом позволяет отметить в составе секции наличие как бы двух обособленных групп. Первая включает виды с относительно широкими, кожистыми, всегда супротивными листьями и с цветками белой с красноватыми штрихами или желтоватой окраски. У видов второй группы листорасположение неустойчивое, листья линейные, частично очередные, частично супротивные, на верхушке стебля обычно сгруппированные в мутовки, тонкой консистенции, цветки розовато окрашенные. В связи с этим кажется вполне обоснованным предположение, высказанное Гукером (Hooker, 1892), относительно двух видов последней группы: *P. hookeri* и *P. geminiflorum*. Первый вид рассматривается им как возможное состояние *P. verticillatum*, а второй — как форма *P. verticillatum*. Следует внести только некоторые уточнения в понимание *P. hookeri*, имеющего розовый околоцветник, более крупный, чем у *P. verticillatum*, с более отогнутыми долями. Судя по уточненным признакам, этот вид ближе к *P. roseum*. И хотя нельзя с достоверностью сказать, являются ли *P. hookeri* и *P. geminiflorum* самостоятельными видами или только разновидностями *P. verticillatum* или другого вида, отнесение их к секции

Oppositifolia представляется сомнительным и нуждается в дополнительных доказательствах. На наш взгляд, виды второй группы скорее всего принадлежат к секции *Verticillata*, хотя от окончательных выводов из-за недостатка гербарного материала приходится воздержаться.

Основное число $x = 15$, известное для видов секции *Oppositifolia*, встречается и у видов секции *Verticillata*.

Исходя из общности видов разных секций по многим признакам, вероятно, будет правильным сохранить секции Бекера в том же ранге в объеме рода *Polygonatum* Mill. Кроме листорасположения в описание этих таксонов следует включить такие признаки, как форма и консистенции листа, с учетом возможной изменчивости их ширины, и комплекс признаков, характеризующих околоцветники купен.

Точно так же ряды Комарова представляется целесообразным сохранить, включив их в соответствующие секции. В этом случае необходимо внести некоторые изменения в их первоначальное понимание, руководствуясь в качестве диагностических признаков особенностями формы и строения цветков и их числом на цветоносе.

Таксономическая переоценка рядов, установленных Комаровым, уже предпринималась Горовым и Павловой (1969). В статье «Систематика дальневосточных видов рода купена *Polygonatum* Adans.» ими выделены 3 секции: *Verticillatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, *Bracteatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, *Angulatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova. Авторы приходят к выводу, что четкие различия между тремя основными морфологическими группами дальневосточных купен позволяют считать их не филогенетическими рядами, а секциями. Предложенные ими секции подразделены на подсекции и ряды, из которых подробно описана только новая подсекция *Scariosobracteatae* Gorovoi et N. S. Pavlova, но не охарактеризована подсекция *Bracteatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, и в секции *Angulatae* — ряды *Angulata* Kom. и *Humila* Gorovoi et N. S. Pavlova.

При такой постановке вопроса прежде всего возникает сомнение в таксономической сопоставимости этих трех секций. Оно возможно только в том случае, если первая из них понимается в узком смысле, т. е. в объеме *P. verticillatum* и *P. stenophyllum*. Кроме того, секция *Angulatae* содержит тип рода *P. odoratum* и должна называться секцией *Polygonatum*.

Горовой и Павлова (1969) переоценивают также значение такого таксономического признака, как прицветники, что получило свое выражение в выделении подсекции *Scariosobracteatae*. Все дело в том, что у очень многих видов купен имеются пленчатые прицветники, и даже у тех видов, для которых они вообще не характерны, наблюдается образование прицветников, иногда довольно крупных. Такие прицветники, вне зависимости от того, представлены ли они листовидными образованиями крупных размеров, пленчатыми прицветниками или шипиками, расположены всегда на цветоножке, на том или ином расстоянии от цветка.

У *P. involucratum* и *P. inflatum* прикрепление прицветников совсем другое, и в этом проявляется их генетическая обособленность. Листовидные у первого и пленчатые у второго вида прицветники расположены в месте прикрепления цветоножек к цветоносу, и число их всегда соответствует числу цветоножек и числу цветков. На двухцветковом цветоносе прицветников 2, на трехцветковом — 3 и т. д.

Предварительные исследования говорят о сходстве срастания прицветников и цветоножек у *P. involucratum* со срастанием листа и стебля у купен, что может служить указанием на их листовую природу. Характер срастания прицветников и цветоножек у *P. odoratum* и *P. humile*, т. е. у видов, имеющих их крайне редко, сходен с типом срастания цветоножек у купен, что свидетельствует об их ином происхождении.

В то же время у многих дальневосточных видов с очередным листорасположением обнаруживается сходство в форме околоцветника. Околоцветник у них крупный, от 1.8—до 2.5 см дл., колокольчатый, вздутый выше середины, с отогнутыми долями. Такой околоцветник типичен для *P. involucratum*, *P. desoulavyi* и *P. inflatum*. У всех этих видов имеются прицветники, которые, однако, различаются консистенцией или типом прикрепления.

Виды рода *Polygonatum* характеризуются большим морфологическим разнообразием, и это, возможно, обусловлено активными гибридизационными процессами внутри рода и общей неустойчивостью видовых генотипов. К такому заключению пришла Терман на основании изучения митотического и мейотического деления у видов секций *Verticillata* и *Polygonatum* (= *Alternifolia*) (Suomalainen, 1947; Therman, 1953a). С этим приходится считаться при систематической обработке купен, учитывая широкий диапазон изменчивости таких признаков, как форма листьев, форма прицветников, число цветков.

Поскольку в рамках ранее установленных рядов обнаружилось несовпадение кариотипических и морфологических признаков, сейчас представляется особенно важным, в меру имеющихся возможностей, уточнить объем и понимание отдельных рядов. Большая же обоснованность иерархии таксонов потребует дополнительных исследований с широким привлечением материалов по зарубежным видам.

Род *Polygonatum* Mill. 1754, Gard. Dict. Abridg., ed. 4, 3

Секция 1. *Polygonatum*. — Sect. *Alternifolia* Baker, 1875, J. Linn. Soc. London (Bot.) 14 : 553. — Sect. *Angulatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, 1969, Комаровские чтения (Владивосток) 16 : 100. — Folia omnia semper alterna; flores 1—10; pedicelli connati vel liberi; perianthia infundibuliformia, campanulata vel tubulosa cum constrictione, 0.6—3.5 cm longa, alba, limbi lobis virescentibus; bracteae foliiformes, paleaceae, rudimentariae vel nullae; $x = 9, 10, 11$.

Typus: *P. odoratum* (Mill.) Druce.

Секция объединяет 5 рядов.

Ряд 1. *Polygonatum*. — Ser. *Angulata* Kom. 1935, Фл. СССР 4 : 463, descr. ross., «Angulatae»; Горовой и Павлова, 1969, Комаровские чтения (Владивосток) 16 : 100, p. p., nom. invalid., «*Angulatae*». — Ser. *Humilia* Gorovoi et N. S. Pavlova, 1969, цит. соч.: 100, p. p., nom. invalid., «*Humile*». — Flores 1—10; pedicelli connati; perianthium campanulatum, 1.2—3.5 cm longum; bracteae paleaceae vel nullae (raro foliiformes vel rudimentariae); caules erecti vel inclinati; $x=9, 10$, karyotypi—typi *P. odoratum*, *P. latifolium* et *P. maximowiczii*.

Typus: *P. odoratum* (Mill.) Druce.

Этот ряд не вполне однороден. В его составе можно наметить 3 группы видов, которые при некоторых морфологических отличиях несколько различаются и кариотипически.

1. *P. odoratum*, *P. glaberrimum*, *P. maximowiczii*, *P. commutatum*, *P. lasianthum*, *P. macranthum*, *P. falcatum* — $x = 10$, кариотип типа *P. odoratum*, *P. maximowiczii*.
2. *P. latifolium*, *P. biflorum* — $x = 9$, кариотип типа *P. latifolium*.
3. *P. humile* — $x = 9$, кариотип типа *P. latifolium*.

Ряд. 2. *Bracteata* Kom. 1935 : 460, descr. ross., «*Bracteatae*». — Sect. *Bracteatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova subsect. *Bracteatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, 1969 : 100, p. p., nom. invalid. — Sect. *Bracteatae* subsect. *Scariosobracteatae* Gorovoi et N. S. Pavlova, 1969 : 100, p. p., nom. invalid. — Flores 2—5; pedicelli connati; perianthium supra medium inflatum; bracteae virides, folliiformes vel paleaceae; caules inclinati; $x = 9, 11$, karyotypus (solum *P. involucratum*) — typi *P. latifolium*.

Typus: *P. involucratum* (Franch. et Savat.) Maxim.

Сюда относятся *P. involucratum*, *P. inflatum*, *P. desoulavyi*, *P. acuminatifolium*.

Ряд 3. *Teretia* Kom. 1935 : 466, descr. ross., «*Teretes*». — Flores 3—6; pedicelli connati; perianthium tubulosum, in medio cum constrictione, 1.1—1.4 cm longum; bracteae nullae (raro rudimentariae); caules inferne teretes (cylindrici); $x=9$, 10, karyotypus—typi *P. latifolium.*

Typus: *P. multiflorum* (L.) All.

Ряд монотипный.

Ряд 4. *Parviflora* Kom. 1935 : 466, descr. ross. «Parviflorae». — Flores 4—5; pedicelli connati; perianthium tubulosum, in medio cum constrictione, 0.6—1.1 cm longum; bracteae nullae; $x=9$, karyotypus—typi *P. polyanthemum.*

Typus: *P. polyanthemum* (Bieb.) Dietr.

Достоверно относится к этому ряду только один вид: — *P. polyanthemum.*

Ряд. 5. **Multipedicellata** L. Abr. ser. nov. — Flores 2—7; pedicelli liberi; perianthium tubuloso-infundibuliforme, 1.2—1.3 cm longum, lobis exterioribus apice cucullatis; $x=20$, karyotypus singularis.

Typus: *P. laoticum* Gagn.

Этот ряд объединяет виды *P. laoticum*, *P. tonkinense*, которые в СССР не встречаются.

Секция II. *Verticillata* Baker, 1875, l. c. : 533. — Sect. *Verticillatae* (Kom.) Gorovoi et N. S. Pavlova, 1969: 100, nom. invalid. et superfl. — Folia omnia vel suprema verticillata; flores 2—15; pedicelli connati; perianthia tubulosa, 0.8—2.2 cm longa, alba, rosea vel roseola; bracteae parvae, paleaceae; caules erecti vel lianoidei; $x=13$, 14, 15.

Typus: *P. verticillatum* (L.) All.

В секции раньше выделялся только один ряд, что не отражало ее таксономическую неоднородность. Нами намечены еще 3 ряда, в том числе один полностью на основании изучения зарубежных купен.

Ряд. 1. *Verticillata.* — Ser. *Verticillata* Kom. 1935 : 458, descr. ross., «Verticillatae». — Flores vulgo 2; perianthium tubulosum, 0.8—1.8 cm longum, album vel roseolum; bracteae paleaceae, in pedicellis; folia omnia verticillata; $x=14$, 15, karyotypus—typi *P. verticillatum.*

К этому ряду относятся *P. verticillatum*, *P. roseum*, *P. stenophyllum.*

Ряд. 2. **Sewerzowiana** L. Abr. ser. nov. — Flores vulgo 2; perianthium tubulosum, album; bracteae paleaceae, in pedicellis; folia duo inferiora lata, alterna, superiora verticillata, apice uncinato-acuminata; caules erecti; $x=13$, karyotypus—typi *P. sewerzowii.*

Typus: *P. sewerzowii* Regel.

В этот ряд включен один вид.

Ряд. 3. **Sibirica** L. Abr. ser. nov. — Flores 2—5; perianthium tubulosum, album; bracteae parvae, paleaceae, loco pedicellorum concrescentiae affixae; folia omnia verticillata, apice convoluta; caules erecti vel lianoidei; $x=13$, karyotypus—ignotus.

Typus: *P. sibiricum* Redouté.

К этому ряду относится *P. sibiricum.*

Ряд 4. **Grandiflora** L. Abr. ser. nov. — Flores 2—4; perianthium tubulosum, roseum, 2—2.1 cm longum; bracteae paleaceae, in pedicellis folia omnia verticillata, apice convoluta; caules lianoidei; karyotypus ignotus.

Typus: *P. kingianum* Coll. et Hemsl. Кариотип не изучен; по литературным данным, $2n=64$ (Therman, 1953a).

Представители этого ряда в СССР не произрастают.

Секция III. *Oppositifolia* Baker, 1875, l. c. : 553. — Folia opposita, interdum superiora verticillata; flores 1—9; perianthia tubulosa vel tubulosa cum constrictione, alba, nervis rubellis, flaveola vel roseola; bracteae nullae; folia coriacea, elliptica vel tenuia, linearia; caules inclinati vel erecti; $x=15$.

Typus: *P. oppositifolium* Royle.

Типы кариотипов нуждаются в уточнении.

Секция делится на 2 ряда: *Oppositifolia* и *Pseudooppositifolia.*

Ряд. 1. *Oppositifolia.* — Flores 2—9; pedicelli connati; perianthium tubulosum cum constrictione, album nervis rubellis vel flaveolum, 0.75—

2.3 cm longum; bracteae nullae; folia coriacea, elliptica; caules inclinati; $x=15$.

Typus: *P. oppositifolium* Royle.

К этому ряду относятся *P. oppositifolium*, *P. cathcartii*, *P. punctatum*.

Ряд 2. **Pseudooppositifolia** L. Abr. ser. nov. — Flos 1; perianthium tubulosum, roseolum, 1—2 cm longum; bracteae nullae; folia linearia, tenuia, in parte caulis superiore plerumque verticillata; canles erecti; $x=15$.

Typus: *P. hookeri* Baker.

Ряд объединяет виды: *P. hookeri*, *P. graminifolium*, *P. geminiflorum*.

Предлагаемая основа конспекта рода *Polygonatum* отражает современную изученность систематики купен. Наиболее достоверна та часть таксономической схемы, которая опирается на сведения о более подробно исследованных европейских и кавказских видах. То же самое можно сказать о среднеазиатских и некоторых дальневосточных купенах. К сожалению, отсутствие в коллекции живых растений таких редких приморских видов, как *P. inflatum*, *P. desoulavyi*, *P. acuminatifolium* не позволило внести ясность в несколько противоречивые описания их морфологических признаков, которые имеются в литературе. Кроме того, не удалось изучить их кариологически и получить детальные кариотипические характеристики. Неполнота сведений не дала возможности составить определенное мнение об этой группе видов, очень интересной для понимания эволюционного становления всего рода.

В секции *Verticillata* наименее подробно рассмотрен ряд *Sibirica*, систематика которого остается не вполне ясной. Отсутствие в нашем распоряжении живого материала не позволило внести необходимые уточнения. Большинство систематиков рассматривают только *P. sibiricum* в качестве самостоятельного вида, а *P. cirrifolium* и *P. chinense* считают синонимами. *P. chinense*, возможно, является формой *P. sibiricum* с более широкими листовыми пластинками. По мнению Комарова (1901 : 482), *P. cirrifolium* представляет отчетливо выраженный вид. На гербарных образцах различия видны только в числе цветков. У образцов, определенных как *P. cirrifolium*, число цветков достигает 8 и более, и цветоножки иногда скучены наподобие двух мутовок.

В секции *Oppositifolia* выделены 2 ряда. Вполне возможно, что после тщательного анализа, представителей второго ряда необходимо будет перевести в секцию *Verticillata*, где они займут обособленное положение или найдут свое место в каких-то рядах этой секции. В таком случае понимание секции *Oppositifolia* потребует в дальнейшем некоторого изменения.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И. (1971). Кариосистематический обзор видов *Polygonatum* Mill. Советского Союза. Бот. ж., 56, 4. — Абрамова Л. И. (1973). *Polygonatum laoticum* Gagn. и его место в системе рода *Polygonatum* Mill. Бот. ж., 58, 12. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Горовой П. Г., Н. С. Павлова. (1969). Систематика дальневосточных видов рода купена *Polygonatum* Adans. Комаров., чт. ДВФАН, 15—16. — Кнорринг О. Э. (1935). *Polygonatum* (Tourn.) Adans. Флора СССР, IV. — Комаров В. Л. (1901). Флора Маньчжурии, I. Тр. С.-Петерб. бот. сада, 20. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1931). Определитель растений Дальневосточного края, I. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Baker I. G. (1875). Revision of the genera and species of *Asparagaceae* J. Linn. Soc. London (Bot.), 14. — Farwell O. A. (1915). Notes on the Michigan species of *Polygonatum*. Bull. Torrey Bot. Club, 42. — Hara H. (1966). The Flora of Eastern Himalaya. Univ. Tokyo. — Hara H. (1971). The Flora of Eastern Himalaya, second report. Univ. Tokyo, 2. — Hooker J. D. (1892). The Flora of British India, 6. — Inoue S. (1965). Cytogenetical studies of genus *Polygonatum*. I. Karyotype analysis of some *Alternifolia* species in Japan. Kromosoma, 60. — Kawano S., H. Iltis. (1963). Cytotaxonomy of the genus *Polygonatum* (*Liliaceae*). I. Karyotype analysis of some eastern North American species. Cytologia, 28, 3. — Kumar V. (1959). Karyotype in two Himalayan species of *Polygonatum*. Experientia, 15, 11. — Kumar V. (1960). Cytological studies on the Himalayan species of Polygonatum-Group *Oppositifolia*. Proc. 47th Ind. Sci. Congr. — Le-

comte H. (1934). Flore generale de l'Indo-Chine, 6, 6—9. — Mehra P. N., R. S. Pathania. (1960). A cytotaxonomic study of the West Himalayan *Polygonatae*. Cytologia, 25, 2. — Nakai T. (1943). Ordines, familiae, tribi, genera, sectiones, species, varietates, formae et combinationes novae a Prof. Nakai-Takenosin adhus ut novis edita. — Ohwi J. (1953; 1965). Flora of Japan. — Suomalainen E. (1947). On the cytology of genus *Polygonatum* group *Alternifolia*. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, Biol., 13. — Therman E. (1953a). On the cytology of the genus *Polygonatum*. Groups *Verticillata* and *Oppositifolia*. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 25, 6. — Therman E. (1953б). Chromosomal evolution in the genus *Polygonatum*. Hereditas, 39, 1—2. — Therman E. (1956). Cytotaxonomy of the tribe *Polygonatae*. Amer. J. Bot., 43, 2. — Therman-Suomalaiнen E. (1949). Investigation on secondary constrictions in *Polygonatum*. Hereditas, 35, 1.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 16 X 1974.

SUMMARY

Principles suggested by Baker and Komarov provided the basis for establishing taxonomical structure of the genus *Polygonatum* Mill. The genus consists of 3 sections: *Polygonatum*, *Verticillata* and *Oppositifolia*. Section *Polygonatum* includes 5 series, of which the series *Multipedicellata* has been described as the result of studying tropical species *P. laoticum*. The subdivision of sections *Verticillata* and *Oppositifolia* is undertaken for the first time. 4 series — *Verticillatae*, *Sewerzowiana*, *Sibirica* and *Grandiflora* — are described within the first section, and two — *Oppositifolia* and *Pseudooppositifolia* — within the second one.

Morphological description of taxons is supplemented by the data obtained through their karyological study.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 582.662

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ ВИДЫ *SALSOLA* L.

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF *SALSOLA* L.

Salsola aethiopica Botsch. sp. nov. — Frutex ad 50 cm altus. Rami juveniles pilis appressis rectis levibus sat longis dense tecti. Folia caulina ad 5 mm longa, 0.4 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—2.5 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis minutissime scabriusculis sat longis dense obtecta. Flores fructusque ignoti.

Typus: Eritrean Coast. 5 miles S of Wachiro, sandy plain, alt. 200 ft. 16 III 1962, fol. № 143, M. W. J. Paskin (EA).

A *S. acanthoclada* Botsch. caulibus foliis fasciculatis tectis, ramis non spinescentibus, juvenilibus pilis appressis rectis vestitis, foliis caulinis longe pilosis, basi gibbulo calcariformiter haud attenuato praeditis bene differt.

Distributio: Aethiopia.

Salsola algeriensis Botsch. sp. nov. — Frutex ad 80 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus dense tecti. Folia caulina 3—6 mm longa, 0.5 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—2 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus ramotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia basi gibberula, lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense tecta; inferiora 2.5—3 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis longiora sed perianthio aequilonga, ovata, apice obtuso semitereti parte vaginante duplo breviore praedita; superiora squamiformia, 1.8—2.2 mm longa, 1.8 mm lata, bracteolis perianthioque breviora, ovalia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita. Bracteolae squamiformes, 2 mm longae, 1.2 mm latae, perianthio subbreviores, ovales, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem vix vel non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtectae. Perianthii phylla 5, ca 2 mm longa, 8—10 mm lata (alis inculsis), fructificatione medio alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis semiappressis denticulatis rectis et flexuosis sat longis in parte superiore praecipue dense tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno destitutis. Antherae 1.3—1.6 mm longae (appendice obtusa 0.1—0.15 mm longa), 0.5—0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Algeria Prope opp. Biskra. Reservatio aquarum Foum el-Gherza, ad orientem ab oppido, in saxis calcareis, 14 I 1965, fr. № 15, V. P. Botschantzev (LE).

A *S. orientali* S. G. Gmel. foliis pilis aequilongis tectis, foliis floralibus florum inferiorum apice breviore semitereti praeditis, perianthio aequilongis, bracteolis florum inferiorum apice attenuato destitutis perianthio brevioribus et stigmatibus linearibus bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola arabica Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus ca 50 cm altus, ramis gemmas et ramulos foliosos abbreviatos sat crebros gerentibus: Rami juveniles pilis patentibus et perplexis crispatis levibus sat longis dense obtecti. Gemmae angulosae, ca 4 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.7 mm longis, 2 mm latis, cordatis, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, a lateribus paleaceis et ciliatis, pilis appressis flexuosis minutissime scabriusculis sat longis dense tectis, inferioribus basi gibberulis. Folia caulina 4 mm longa, 1.3 mm lata, oblonga semiteretia obtusa, basi gibberula, pilis appressis flexuosis minutissime scabriusculis sat longis dense tecta. Flores apice ramulorum abbreviatorum plerumque terni, dense congesti; ramulo florifero supra flores gemma terminato, sub floribus foliis squamiformibus imbricato-incumbentibus tecto. Folia floralia squamiformia, 2 mm longa, 2 mm lata, bracteolis subduplo longiora sed perianthio breviora, orbiculari-triangularia, basi gibberula, pilis appressis flexuosis minutissime scabriusculis sat longis dense obtecta, a lateribus paleacea et ciliata. Bracteolae squamiformes, 1.5 mm longae, 1 mm latae, perianthio breviores, ovales, pilis appressis flexuosis minutissime scabriusculis sat longis dense obtectae, a lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 2.2 mm longa, 3.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis minutissime scabriusculis sat longis dense obtecta, sub alis pilis appressis rectis levibus longis dense vestita. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno destitutis. Antherae 1.2 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, stylo duplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Saudi Arabia. Eastern Province. Wadi as-Sahba, N bank, railroad kilo. 352, 34°11′ N, 48°39′ E, 6 XI 1970, fr. № 2945, J. P. Mandaville Jr. (LE).

A *S. imbricata* Forsk. ramulis pilis perplexis crispatis densissime vestitis, foliis, bracteolis perianthioque (sub alis atque supra eas) densissime pilosis, foliis floralibus bracteolis longioribus, antheris ad medium disjunctis necnon stigmatibus stylo duplo longioribus bene differt.

Distributio: Arabia.

Salsola chellalensis Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 25 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus dense tecti. Folia caulina ad 10 mm longa, 0.8 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1.5—2.5 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis longis ac brevibus dense obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris brevibus densis in paniculas angustas congestis dispositi. Folia floralia basi gibberula, a lateribus paleacea, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense vestita; inferiora ad 3.2 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis longiora sed perianthio aequilonga, ovata, apice obtuso semitereti parti vaginanti subaequilongo praedita; superiora squamiformia, ca 2.5 mm longa, 2 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio subbreviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita. Bracteolae squamiformes, ca 2.3 mm longae, 1.3 mm latae, perianthio subbreviores, ovales, basi gibberulae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtectae. Perianthii phylla 5, ca 2.5 mm longa, 5—8 mm lata (alis inclusis), fructificatione medio alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis levibus brevibus sparse vel dense obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.7 mm longae (appendice obtusa 0.15 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, longe papillosa, stylo subaequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Algeria. Prope opp. Chellala, 10 km ad boreali-occidentalem a pago Paul Gazelles, in salsis, 23 IX 1968. № 1418, V. P. Botschantzev (LE).

A *S. portilloi* Caball. ramis ac foliis caulinis densius pilosis, foliis floralibus bracteolisque pilosis, foliis floralibus florum inferiorum bracteolis longioribus necnon perianthii phyllis supra alas per totam longitudinem pilosis bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola damascena Botsch. sp. nov. — *S. rigida* Pall. β. *tenuifolia* Boiss. 1879, Fl. Or. 4, 2 : 968, p.p. — *S. vermiculata* L. subsp. *villosa* (Delile) Eig, 1945, Palest. J. Bot., J. ser., 3, 3 : 132, p.p. — *S. vermiculata* L. subsp. *tenuifolia* (Boiss.) Botsch. 1964, Новости сист. высш. раст. 1 : 375, p.p. — Suffrutex ca 50 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis sat longis dense vestiti. Folia caulina 5—10 mm longa, 0.5—0.7 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—5 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus et longis dense obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia basi gibberula, a lateribus paleacea, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus dense tecta; inferiora 3—4 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis et perianthio longiora, ovata, apice obtuso semitereti parti vaginanti subaequilongo praedita; superiora squamiformia, 2.5 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita. Bracteolae squamiformes, 2.1—2.7 mm longae, 1.2 mm latae, perianthio subbreviores, ovatae, apice tnberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditae, basi gibberulae, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus dense obtectae. Perianthii phylla 5, 2.2—2.5 mm longa, 7—9 mm lata (alis inclusis), fructificatione medio alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia et in parte superiore praecipue pilis semiappressis flexuosis denticulatis sat longis dense obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno destitutis. Antherae 1.5—1.7 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad medinm disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, stylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Syrie. Talus pierreux du jardin Boustan el Nashé a Mezzé pres de Damas, 9 VIII 1856, fl. № 1627, C. Gaillardot (LE).

A *S. delileana* Botsch. caulibus foliisque pilis aequilongis obtectis, foliis floralibus florum superiorum bracteolis aequilongis, bracteolis perianthio brevioribus necnos stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Syria, Iordania.

Salsola gypsacea Botsch. sp. nov. — Suffrutox ad 40 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus denticulatis flexuosis brevibus et rectis longis sparse obtecti. Folia caulina ad 10 mm longa, 0.9 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (2.5—5 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus et longis sparse obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia basi gibbosa, a lateribus paleacea et ciliata, glabra vel pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus et longis sparse tecta; inferiora 5—9 mm longa, 0.7—1.1 mm lata, bracteolis perianthioque multo longiora, linearia semiteretia obtusa, basi dilatata; superiora squamiformia, 2.5—3 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis aequilonga, sed perianthio breviora, ovata, tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita. Bracteolae basi gibberulae, a lateribus paleaceae et ciliatae, glabrae; inferiores 3—4 mm longae, 2 mm latae, perianthio pro more longiores, ovatae, apice semitereti obtuso parti vaginanti aequilongo praeditae; sepuriores 2.2—2.7 mm longae, 1.4—2 mm latae, perianthio subbreviores, ovales, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae. Perianthii phylla 5, 2.5—3 mm longa, fructificatione infra medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia et superne saltem pilis appressis rectis denticulatis sat longis sparse obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.6—2.2 mm longae (appendice obtusa 0.1—0.2 mm longa), 0.6—0.8 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo duplo breviora.

Typus: Algeria. Prope pagum Boghari in montibus Djebel Gourine ad austro-occidentem a pago, in argillis gypsaceis, 12 VI 1968, fl. № 150, V. P. Botschantzev (LE).

A *S. orientali* S. G. Gmel. foliis sparse pilosis vel glabris, bracteolis glabris, perianthii phyllis supra alas sparse pilosis necnon stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola hispanica Botsch. sp. nov. — Suffrutex ca 60 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus donticulatis flexuosis brevibus et rectis longis sat dense obtecti. Folia caulina 5—18 mm longa, 0.8 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla faciculo foliorum breviorum (1.5—2.5 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis denticulatis longis et brevibus sparse obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia basi giberula, a lateribus paleacea; inferiora 3—4 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, ovata, apice obtuso semitereti parti vaginanti aequilongo praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis longis et brevibus sparse obtecta, raro glabra; superiora squamiformia, 1.7 mm longa, 1 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus sparse obtecta, raro glabra. Bracteolae squamiformes, ca 1.7 mm longae, 1.1 mm latae, perianthio breviores, ovales, spice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus sparse obtectae, raro glabrae. Perianthii phylla 5, ca 2 mm longa, fructificatione medio alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis denticulatis longis sparse vel dense tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno destitutis. Antherae 0.9 mm longae (appendice obtusa 0.05 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo duplo breviora.

Typus: Espagne. Province d'Almeria. Valez-Rubio, Sierra del Castillon, lieux arides, sur la calcaire, 800 m, VIII 1899, fl. № 1138, E. Reverchon (LE).

A *S. delileana* Botsch. foliis floralibus florum superiorum bracteolis aequilongis, bracteolis perianthio brevioribus, antheris minoribus necnon stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Hispania, Marocco.

Salsola libyca Botsch. sp. nov. — Suffrutex ca 40 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus sparse vestiti. Folia caulina 2.5—6 mm longa, 0.8 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—2.2 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis denticulatis brevibus sat dense tecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 2.2—3.2 mm longa, 2—2.5 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem vix elevato praedita, basi gibberula, a lateribus paleacea, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense tecta. Bracteolae squamiformes, 1.6—2.6 mm longae, 1.3—2 mm latae, perianthio breviores, ovatae, apice tuberculo carneso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtectae. Perianthii phylla 5, 2—3 mm longa, 10—12.5 mm lata (alis inclusis), fructificatione medio alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia et pilis appressis rectis denticulatis sat longis sparse obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.8 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.7 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Libya. Tripolitania. Nofila — near road. Alt. 100 ft. Coastal dunes, sandy, 15 XI 1957, fl. et fr. № 54, B. C. Park (K).

A *S. portilloi* Caball. foliis caulinis densibus pilosis, foliis floralibus, bracteolis necnon perianthii phyllis supra alas per totam longitudinem pilosis bene differt.

Distributio: Libya, Aegyptus.

Salsola mairei Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 50 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis sat longis dense tecti. Folia caulina ad 10 mm longa, 1.3 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (2—4 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis sat longis dense tecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 2.3—3.5 mm longa, 1.9—2.5 mm lata, inferiora bracteolis perianthioque aequilonga, superiora eis breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem vix elevato praedita, basi gibberula, a lateribus paleacea et ciliata, pilis appressis rectis denticulatis sat longis dense obtecta, dein subglabra. Bracteolae squamiformes, 2.3—3.3 mm longae, 2—2.7 mm latae, perianthio subaequilongae, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae et ciliatae, pilis appressis rectis denticulatis sat longis dense obtectae, dein subglabrae. Perianthii phylla 5, 2.5—3.8 mm longa, 8—13 mm lata (alis inclusis), infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra eas conoideo-conniventia et pilis appressis rectis denticulatis sat longis sparse tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.6—1.8 mm longae (appendice acuta 0.1—0.2 mm longa) 0.6—0.8 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, longe papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Algeria. Prope lacum salsum Zahrez Rharbi, locus salsus ad marginem orientalem lacus, 20 IX 1968, fl. et fr. № 1417, V. P. Botschantzev. (LE).

A *S. orientali* S. G. Gmel. foliis pilis aequilongis obtectis, foliis floralibus florum inferiorum squamiformibus, bracteolis et perianthio aequilongis, perianthio supra alas sparse piloso et antheratum appendicibus acutis bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola mandavillei Botsch. sp. nov. — Frutex ad 70 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis sat longis dense vestiti. Folia caulina 2.5—10 mm longa, 0.4—0.7 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberulosa, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1.5—3 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus et longis vel tantum brevibus sat dense obtecta, dein saepe glabra. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas interdum congestis dispositi. Folia floralia basi gibberulosa, a lateribus paleacea, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtecta, dein glabra; inferiora 2.5—5 mm longa, 0.5—0.7 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, ovata, apice semitereti obtuso parte vaginante breviore vel longiore praedita; superiora squamiformia, 1.9—2.2 mm longa, 1.5 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita. Bracteolae squamiformes, 1.5—2 mm longae, 1—1.4 mm latae, perianthio breviores, ovatae vel ovales, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditae, basi gibberulosae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense tectae, dein glabrae. Perianthii phylla 5, 2—2.5 mm longa, 5 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas oblique ascendentes gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis semiappressis flexuosis denticulatis longis dense obsita, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.3—2 mm longae (appendice obtusa 0.1—0.15 mm longa), 0.5 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo aequilònga. Semina horizontalia.

Typus: Saudi Arabia. Eastern Province. Al-Batin, tributari ravine, 28°01′ N, 45°29′ E, rocky bank, 17 IV 1971, fl. № 3119, J. P. Mandaville, Jr. (LE).

A *S. acanthoclada* Botsch. pilositate denticulata, ramis non spinescentibus, caulibus fasciculis foliorum obtectis, foliis basi gibbulo nec calcarifomiter attenuato praeditis, foliis floralibus florum inferiorum perianthio longe piloso longioribus, antheris ad medium disjunctis necnon stigmatibus stylo aequilongo bene differt.

Distributio: Arabia, Syria.

Salsola palaestinica Botsch. sp. nov. — Frutex ca 40 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus dense obtecti. Folia caulina 2.5—10 mm longa, 0.5 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberulosa, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—3 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus longisque vel tantum brevibus sat dense obtecta, dein saepe glabra. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia basi gibberulosa, a iateribus paleacea, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense obtecta; dein saepe glabra; inferiora 2—2.5 mm longa, 1.4 mm lata, bracteolis longiora sed perianthio aequilonga, ovata, apice semitereti obtuso parti vaginanti aequilongo praedita; superiora squamiformia, 1.5— 2 mm longa, 1.5—2 mm lata, bracteolis perianthique breviora, orbicularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita. Bracteolae squamiformes, 1.5—1.7 mm longae, 1.3—1.4 mm latae, perianthio breviores, ovales, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditae, basi gibberulosae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense tectae, dein saepe glabrae. Perianthii phylla 5, 2.2 mm longa, 10 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis appressis rectis denticulatis brevibus dense tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.5 mm longae (appendice acuta 0.25—3 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata lanceolata, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Palestine. Jebel Quarantania in Jericho, dry hillside, 4 XII 1942, fr. № 5022, P. H. Davis (K).

A *S. acanthoclada* Botsch. pilositate denticulata, ramis non spinescentibus, caulibus fasciculis foliorum tectis, foliis basi gibbulo non calcariformiter attenuato praeditis, foliis floralibus florum inferiorum perianthio aequilongis, antheris ad medium disjunctis acute appendiculatis necnon stigmatibus stylo aequilongis bene differt.

Distributio: Palaestina.

Salsola praemontana Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 50 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis sat longis dense obtecti. Folia caulina 5—12.5 mm longa, 0.5—0.7 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—3 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque sparse obtecta, dein glabra, processibus semipellucidis minutis (basibus pilorum delapsorum) obsita. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia florum inferiorum ad 4.5 mm longa, 1.3 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, ovata, apice semitereti obtuso parti vaginanti aequilongo praedita, basi gibberula, inferne a lateribus paleacea et ciliata, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque sparse obtecta, dein glabra, processibus semipellucidis minutis (basibus pilorum delapsorum) obsita; superiora squamiformia, 2 mm longa, 1.4 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita, basi gibberula, a lateribus paleacea et ciliata, glabra. Bracteolae squamiformes, 1.8—2 mm longae, 1—1.3 mm latae, perianthio breviores, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae et ciliatae, glabrae. Perianthii phylla 5, ca 2.5 mm longa, 6.5—9 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia, glabra, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.3—1.9 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.5 mm latae, ad dimidium disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, tylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Algeria. Prope opp. Trézel, montes Djebel Chemeur ad orientem ab oppido, in declivibus lapidosis, 18 VII 1968, fl. № 964, V. P. Botschantzev (LE).

A *S. laricina* Pall. foliis caulinis fasciculo foliorum in axilla sito multo longioribus, foliis floralibus florum superiorum bracteolis aequilongis, bracteolis florum inferiorum perianthio brevioribus necnon stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola rodinii Botsch. sp. nov. — Suffrutex ca 20 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus denticulatis flexuosis brevibus et rectis longis dense vestiti. Folia caulina ad 10 mm longa, 0.8 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—3 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque dense obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas interdum congestis dispositi. Folia floralia basi gibberula, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque dense tecta; inferiora ca 4 mm longa, 0.7 mm lata, bracteolis perianthioque longiora, linearia semiteretia obtusa, basi dilatata; superiora squamiformia, ca 2.5 mm longa, 2.2 mm lata, bracteolis perianthioque aequilonga, ovata, apice semitereti obtuso parte vaginante multo breviore praedita. Bracteolae squamiformes, 2—2.2 mm longae, 1.3 mm latae, perianthio aequilongae, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem elevato praeditae, basi gibberulae, pilis semiappressis rectis denticulatis brevibus dense tectae. Perianthii phylla 5, 2—2.2 mm longa, 5 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia et pilis patentibus crispis denticulatis sat longis dense tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.5—1.7 mm longae (appendice obtusa 0.1—0.2 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, stylo duplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Pars centralis Syriae. Ad declivia calcarea et margacea supra lacum artificialem Ain-el-Bardi, 27 V 1959, fl. № 1903, L. E. Rodin (LE).

A *S. orientali* S. G. Gmel. foliis floralibus florum superiorum bracteolis perianthioque aequilongis, perianthii phyllis supra alas crispato-pilosis necnon stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Syria.

Salsola subglabra Botsch. sp. nov. — Suffrutex ca 30 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus sparse obtecti, dein glabri. Folia caulina ad 8 mm longa, 0.9 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1.5—3.5 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis denticulatis brevibus sat dense tecta, dein glabra. Flores in inflorescentiis speciformibus remotis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, basi gibberula, a lateribus paleacea, glabra; inferiora ca 3 mm longa, 2 mm lata, bracteolis longiora sed perianthio breviora, ovata, apice semitereti obtuso parte vaginante duplo breviore praedita; superiora 2 mm longa, 1.8 mm lata, bracteolis perianthioque breviora, late elliptica, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita. Bracteolae squamiformes, 1.5—1.8 mm longae, 1.6 mm latae, perianthio breviores, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae, glabrae. Perianthii phylla 5, 2.2—2.5 mm longa, 5.5—9 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas horizontales gerentia, supra alas conoideo-conniventia et pilis appressis rectis denticulatis brevibus sparse tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.5—1.6 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.6 mm latae, ad dimidium disjunctae. Stigmata linearia, papillosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Algeria. Prope lacum salsum Zahrez Rharbi, locus salsus ad marginem orientalem lacus, 20 IX 1968 fr. № 1413, V. P. Botschantzev (LE).

A *S. portilloi* Caball. foliis caulinis densius pilosis, foliis floralibus florum inferiorum bracteolis longioribus, superiorum vero eis brevioribus, perianthii phyllis supra alas per totam longitudinem pilosis necnon stigmatibus linearibus bene differt.

Distributio: Algeria.

Salsola syriaca Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 15 cm altus. Rami juveniles pilis patentibus denticulatis inferne longis rectis et brevibus flexuosis, superne brevibus flexuosis tantum sat dense obtecti. Folia caulina ad 8 mm longa, 0.6 mm lata, linearia semiteretia obtusa, basi gibberula, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—3 mm longorum) praedita, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque sparse obsita. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis in paniculas interdum congestis dispositi. Folia floralia inferiora 3.2—3.5 mm longa, 2 mm lata, bracteolis longiora sed perianthio breviora, ovata, apice semitereti obtuso parti vaginanti aequilongo praedita, basi gibberula, a lateribus paleacea et ciliata, pilis semiappressis rectis denticulatis longis brevibusque sparse obsita; superiora squamiformia, 2.1—2.3 mm longa, 1.7 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, basi gibberula, a lateribus paleacea et ciliata, pilis appressis rectis denticulatis brevibus sparse obtecta. Bracteolae squamiformes, 1.7—2 mm longae 1.2—1.3 mm latae, perianthio breviores, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praeditae, basi gibberulae, a lateribus paleaceae, pilis appressis rectis denticulatis brevibus sparse tectae. Perianthii phylla 5, ca 2.5 mm longa, 4.5—6 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas oblique sursum directas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, superne pilis patentibus flexuosis denticulatis brevibus sparse tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae 1.2—1.4 mm longae (appendice obtusa 0.1—0.15 mm longa), 0.5 mm latae, ad dimidium disjunctae. Stigmata lanceolata, longe papillosa, stylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Syria. Ad septentrionem ab Damasco prope vicum Sadad, in planitie schistoso-glareosa, 1 X 1958, fl. № 287, L. E. Rodin (LE).

A *S. orientali* S. G. Gmel. foliis bracteolisque sparse pilosis, foliis floralibus florum inferiorum perianthio brevioribus, superiorum autem bracteolis aequilongis, perianthii phyllis supra alas pilis crispis sparse obtectis necnon stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Syria.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 IX 1974.

УДК «715» 576.16 : 582.948.2 (571.56)

А. П. Хохряков, Б. А. Юрцев

НОВЫЙ ВИД *ERITRICHIUM (BORAGINACEAE)* ИЗ КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

A. P. KHOKHRYAKOV, B. A. YURTSEV. NEW SPECIES OF *ERITRICHIUM* (*BORAGINACEAE*) FROM THE KOLYMA MOUNTAINS

Осенью 1965 г. В. В. Петровский и Б. А. Юрцев собрали в двух пунктах Колымского нагорья своеобразный высокогорный вид *Eritrichium* ксерофильного облика; к сожалению, из-за поздних сроков сбора орешки уже осыпались. Спустя 6 лет А. П. Хохряков и М. П. Мазуренко вновь встретили то же растение, но на этот раз в фазе цветения. Сравнение с другими видами рода *Eritrichium* по материалам гербария Ботанического института АН СССР убедило авторов, что мы имеет дело с новым видом, эндемичным для Колымского нагорья.

Eritrichium ochotense Jurtz. et Khekhr., sp. nov. Planta perennis pulvinata caudice valde ramoso, caudiculis pluribus lignosis, ad 10—12 cm lg., basi reliquis foliorum emortuorum adpressis, cinereis vel brunnescentibus, dense vestitis. Caules floriferi pauci, erecti vel vix adscendentes, ad 8 cm alt., dense pubescentes. Folia basalia numerosa, sericea vel cana, pilis adpressis, linearia, 1—1.5 mm lat. (rarius sub apicem dilatata, ad 2 mm lat.), 2.5—4 cm lg., vulgo ± curvata; folia caulis floriferi in numero 3 (4), regulariter distantia, sessilia, linearia, 1—1.5 cm lg., 2 mm lat. Inflorescentia brevis, densa, 5—8-flora, fructifera vix elongata, suhrecta. Pedunculi adpresse pilosi, 3—6 mm lg., calyce aequilongi vel eo longiores. Calyx sericeus, 3—4 mm lg., dentibus linearibus acutiusculis, 2.5—3 mm lg. Corolla coerulea, 6—10 mm in diam., lobis planis, basi luteis. Fructi ignoti.

Habitat in montibus Kolymensibus in regione alpina in summitatibus declivitatibusque schistosis.

Typus: Regio Magadanensis, districtus Tenkinensis, montes inter fl. Detrin et fl. Bochaptscha, in summitate plana schistosa, alt. 1200 m supra mare, 28 VI 1971, fl., M. Mazurenko et A. Khokhrjakov (LE).

Паратипы (paratypi): Магаданская область, Колымское нагорье, Карамкенский перевал, куртинная дриадовая тундра на щебне липарита, 11 IX 1965, В. Петровский, Б. Юрцев; сопка при впадении р. Татынгычан в р. Олу, горная седловина, на мелком щебне липарита, 10 IX 1965, они же; перевал Гусакова у границы Тенькинского и Хасынского районов, щебнистое плато, 1000 м над ур. м., 18 VI 1971, А. Хохряков.

Affinitas. Species nostra *E. rupestri* (Pall. ex Georgi) Bunge proxima, sed foliis angustioribus, flexnosis vel curvatis, pubescentia totae plantae densiore, sericea, caespitibus majoribus et ceteris facile distinguitur.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 VII 1974.

УДК 582 (571.5)

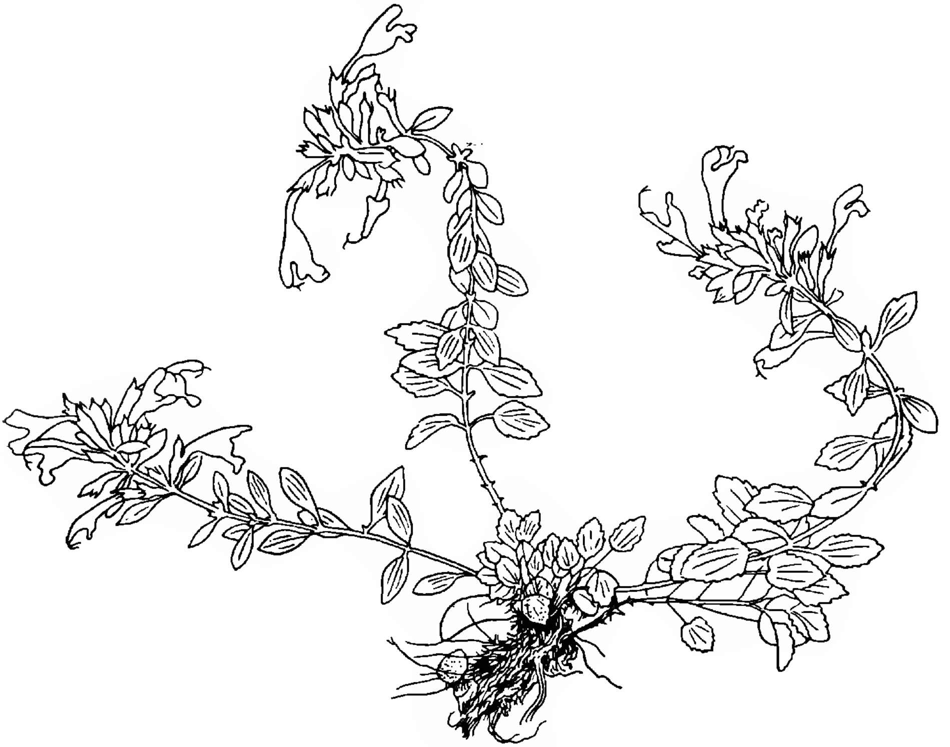
В. Б. Куваев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ИЗ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ГОР ПУТОРАНА (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

W. B. KUVAJEV. NEW TAXA FROM THE SOUTHERN PART OF THE PUTORANA MOUNTAINS (EASTERN SIBERIA)

При обработке коллекций с юга Путораны, собранных нами в 1969—1970 гг., приводимые ниже змееголовник и очанку не удалось полностью идентифицировать с каким-либо из описанных ранее таксонов.

Dracocephalum nutans L. subsp. **subarcticum** Kuvajev subsp. nov. — Rhizoma repens, breve. Caules pauci, inferne prostrati, adscendentes, humiles, (5) 10 (22) cm alti. Folia parva. Inflorescentia abbreviata pro more latior quam longa. Flores magni, in sicco (16) 20 (22) mm longi, fauce (6) 7 (9) mm lati, corolla atro-cyanea. (Fig.).



Dracocephalum nutans subsp. *subarcticum* Kuvajev. Общий вид.

Юг Путораны. Правый борт долины р. Сенган в верхнем течении (бассейн оз. Някшингда). Разнотравные лужайки по склону на месте снежника. 730 м над ур. м., № 114, 27 VII 1969, В. Куваев. Паратип.

Typus: prov. Krasnojarsk, pars australis Putoranae, in pratulis variiherbosis in fluxu medio affluxionis primae dextrae fl. Njakschingda, 400 m s. m., № 24-8, 17 VII 1970, W. Kuvajev, A. Kaverzin leg. (TK).

Isotypus: LE.

Affinitas: a *D. nutante* ssp. *nutante* caulibus pluribus adscendentibus (nec erectis) humilibus (5) 10 (22) (nec 20—70) cm altis, inflorescentia brevi et lata, tempore florendi (1.2) 3 (4.7) (nec 4—40) cm longa, (3.2) 3.7 (4.3) (nec 2) cm lata, floribus magnis, corolla longiore (16) 20 (22) (nec (10) 14.7 (19) mm longa) et latiore (fauce (6) 7 (9) (nec (3) 5.3 (8)) mm lata), atro-cyanea (nec cyaneo-lilacina) differt.

A *D. alpino* (Kar. et Kir.) Turcz. et *D. microphyllo* Turcz. (typus in herbario nom. P. N. Krylovii, Tomsk conservatur) corollis magnis (16)

20 (22) mm longis et (6) 7 (8.5) mm latis, nec (12) 14.2 (16) mm longis, (3.5) 4.5 (7) mm latis ut in posteriore, a *D. microphyllo* praeteria foliis majoribus differt.

Distributio: Arctica sibirica, Sibiria Media, Transbaikalia (in parte boreali praecipue), Jacutia.

Паратипы (paratypi): юг Путораны, опушка разнотравных кустарников в среднем течении р. Сенган (заи. побережье Някшингды), 500 м, № 101-20, 27 VII 1969, В. Куваев (ТК, MW, MHB); там же, горы по правому борту долины Сенгана в верхнем течении, разнотравные лужайки на месте снежника, 730 м, № 114, 27 VII 1969, В. Куваев, Н. Болдырев (ТК, MW); Красноярский край, район Норильска, окрестности пос. Талнах, 10 VII 1964, С. Ченяев (ТК); Таймыр, сев берег оз. Кета, залив Кета-Онган, 28 VII 1966, Ковакина (LE); Восточная Сибирь, Нижняя Тунгуска, утес г. Кана, 62°53$^{1}/_{2}$′ с. ш., 5 VI 1873, А. Чекановский, Ф. Мюллер (LE); там же, Шаманский бор, 14 VI 1873, они же (LE); Красноярский край, пойма и терраса нижнего течения р. Хурича (бассейн Нижней Тунгуски), 67° с. ш., 102° в. д., 20 VII 1935, А. Ломакина (ТК); Туруханский край, р. Чуня, правый берег у фактории Муторай, 27 VII 1931, А. Рубин (LE); там же, окр. с. Назимовского, № 4388, 3 VI 1914, З. Евсеева (LE); Минусинский округ, окр. с. Монок, горные степные склоны, 31 V 1928, аноним (ТК); ЯАССР, Верхне-Вилюйский район, окр. пос. Намцы, 22 VI 1957, Б. Дэндэвийн (MW); Иркутская обл., хр. Кодар, бассейн р. Лев. Сыгыкта, альпийские лужайки, 2200—2300 м, 1 VIII 1959, В. Преображенский (MW); Бурятская АССР, Байкал, п-ов Святой Нос, вершина р. Правой Марковой, альпийские луга под снежником, 24—26 VII 1961, В. Сипливинский, Л. Лагутская (ТК); там же, верховья ключа Медвежьего, правого притока р. Таркулик, 27 VII 1962, они же (ТК); там же, Северный хребет, 1 VII 1962, они же (ТК); там же, Баргузинский заповедник, долина Семи озер, система Малого ключа, 25 VII 1959, В. Сипливинский (ТК).

Euphrasia altaica Serg. subsp. **glabra** Kuvajev, subsp. nov. Folia glabra vel subglabra, glandulosa. Bracteae basi angusto-cuneatae. Flores (5.5) 6.5 (8.5) mm lg.

Typus: regio Krasnojarsk, pars australis montium Putorana, ad ripam borealem arenoso-glareosum lacus Agata Superior, 220 m s. m., № 233-5, 21 VIII 1969, W. Kuvajev leg. (LE).

Affinitas: ab *E. altaica* Serg. ssp. *altaica* foliis subglabris glandulas ceraceas vulgo in areolis confluentes differt gerentibus. Ab *E. frigida* Pugsl. ut *E. altaica* subsp. *altaica* ita *E. altaica* subsp. *glabra* caulibus tenuibus, debilibus, plerumque incurvatis 2—6 (9) (nec 5—18 (25) cm) alti, bractei basi angustato-cuneatis, floribus sparsioribus majoribusque, apice inflorescentiam compactam comosam non formanibus differt.

ЛИТЕРАТУРА

Ревердатто В. В. (1914). Наблюдения, произведенные летом 1912 г. в низовьях р. Енисея и список растений, собранных там. — Сергиевская Л. П. (1935). Западносибирские представители рода *Euphrasia* L. Тр. Биол. НИИ Томск. гос. унив., I. — Флора СССР. (1954, 1955). XX, XXII.

Московская
ветеринарная академия.

Получено 7 V 1974.

УДК 005 : 582.998

В. Н. Васильев

СЕРИИ (РЯДЫ) РОДА *PICRIS* L. (*COMPOSITAE*) ВО ФЛОРЕ СССР

V. N. VASILYEV. SERIES (ROWS) OF THE GENUS *PICRIS* L. IN THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Как известно, серии (ряды) во «Флоре СССР» публиковались только на русском языке, что, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, не делало признание их обязательным. Поэтому автор решил исправить это упущение и опубликовать серии рода *Picris* L. согласно правилам кодекса.

Series 1. **Hieracioides** V. Vassil. — Planta biennis, pilis simplicibus et pilis duobus hamulis anchoriformibus munita. Achenia sine rostello vel cum rostello brevissimo (0.2 mm) munita. Pedunculus longitudine omnia crassitudine aequale.

Typus: *Picris hieracioides* L.

Сюда относятся: *P. hieracioides* L., *P. japonica* Thunb., *P. coreana* (Kitam.) Worosch., *P. kamtschatica* Ledeb., *P. rigida* Ledeb., *P. similis* V. Vassil.

Series 2. **Pauciflorae** V. Vassil. — Planta annotina, pilis simplicibus et pilis duobus hamulis anchoriformibus munita. Pedunculus a basi ad apicem incrassatus, infra anthodium subito angustatus. Achenia cito in rostello (ca. 1 mm lg.) excurrens.

Typus: *Picris pauciflora* Willd.

Сюда относятся: *P. pauciflora* Willd., *P. kotschyi* Boiss. (из Малой Азии).

Series 3. **Strigosae** V. Vassil. — Planta annotina et biennis, pilis simplicibus et pilis quattuorbis hamulis anchoriformibus munita. Pedunculus a basi ad apicem crassitudine aequale. Achenia satis cito in rostello (ad 1.5 mm lg.) excurrens.

Typus: *Picris strigosa* Bieb.

К этой серии относятся: *P. strigosa* M. B., *P. canescens* (Stev.) V. Vassil. и *P. sprengeliana* (L.) Lam. (Зап. Европа).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 14 X 1974.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.44 : 581.5 : 519.241.2 (571.66)

К. Д. Степанова, М. А. Щербова, Б. И. Сёмкин

ОБ УСТОЙЧИВОСТИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ КАМЧАТКИ

K. D. STEPANOVA, M. A. SHCHERBOVA, B. I. SEMKIN.
ON THE STABILITY OF SPECIFIC DIVERCITY IN SOME PLANT COMMUNITIES
OF KAMCHATKA

Известно (Шенников, 1964), что между ценопопуляциями видов растительных сообществ устанавливаются количественные соотношения, соответствующие данному развитию фитоценоза и его биотопа. Они вырабатываются в процессе длительного взаимодействия особей ценоза со средой и поэтому в сложившемся ценозе относительно устойчивы. Сезонные изменения количественных соотношений при отсутствии особенно неблагоприятных условий погоды периодически повторяются каждый год в одном и том же порядке, т. е. в этом отношении также наблюдается устойчивость.

Экспериментальная проверка указанных закономерностей проведена нами на примере высокотравных лугов Камчатки (Сёмкин и др., 1973). В качестве интегральной характеристики количественных соотношений ценопопуляций видов использовалась мера видового разнообразия. На основе проведенных исследований было сделано заключение, что при естественном развитии высокотравного сообщества численные значения меры видового разнообразия каждый год изменяются в течение сезона в одном и том же порядке и имеют устойчивые значения в одно и то же время вегетационного сезона каждого года. Однако количественные соотношения между фитомассами видов резко изменялись при одногодичном и двухгодичном скашивании травостоя.

В настоящем сообщении приводятся данные по анализу устойчивости видового разнообразия мелкотравно-разнотравного луга в определенное время каждого года и влиянию скашивания на изменения видовой структуры сообщества. Видовое разнообразие мы характеризовали мерами разнообразия Шеннона—Винера (Шеннон, 1963) и Реньи—Рао (Рао, 1968), которые соответственно имеют вид:

$$\left.\begin{aligned} R_{S-V} &= -\sum_{i=1}^{n} \hat{P}_i \log_2 \hat{P}_i \\ R_{R-R} &= -\log_2 \sum_{i=1}^{n} \hat{P}_i^2, \end{aligned}\right. \quad \left(\sum_{i=1}^{n} \hat{P}_i = 1\right),$$

где $\hat{P}_i$ — доля веса особей i-го вида в сообществе, n — число видов. Очевидно, что если сообщество состоит только из особей одного вида, то $R_{S-V}=R_{R-R}=0$.

Если в сообществе каждый вид представлен одинаковым количеством особей, или одинаковой фитомассой особей каждого вида, то $R_{S-V}=R_{R-R}=\log_2 n$. В этом случае говорят, что видовое разнообразие максимально и численно равно $\log_2 n$. Естественно, что в последнем случае говорится о флористическом разнообразии. Следовательно, мера флористиаеского разнообразия равна (Эшби, 1959):

$$R_X = \log_2 n.$$

Меры разнообразия R_{S-V} и R_{R-R} не эквивалентны (Сёмкин, Двойченков, 1973), т. е. могут давать различно упорядоченные значения величин. Если мера R_{S-V} учитывает небольшие значения $\hat{P}_i$, то мера R_{R-R} в основном определяется большими значениями долей.

Мера R_{R-R} характеризует видовое разнообразие сообщества с учетом только доминантных по обилию видов.

В последнее время рассматривались меры разнообразия, упорядоченные параметром τ (Behara, Nath, 1973):

$$R_\tau = \frac{1}{1-\tau}\log_2 \sum_{i=1}^{n} \hat{p}_i^{\tau}, \ \tau > 1.$$

Легко видеть, что при $\tau=2$, $R_2=R_{R-R}$; при $\tau \to 1$, $R_1=R_{S-V}$. Нами рассчитывались меры разнообразия R_{S-V} и R_{R-R} с учетом долей сырого и долей абсолютно сухого веса особей каждого вида сообщества. Ввиду аналогичных результатов приводятся данные только с учетом сырого веса.

Экспериментальные данные и обсуждение

Исследования проводились в течение трех лет (1966—1968 гг.) на стационаре, расположенном в Камчатской области на территории сельскохозяйственной опытной станции в Елизовском районе. Объектом исследования были разнотравно-мелкотравные луга с видовым составом около 40 видов растений. Среднее число особей различных видов на 1 м^2 около 900 экземпляров. Из 40 видов, отмеченных в сообществе, общими для всех учетных делянок были 30. Доминантными и содоминантными являются 6 видов (*Saussurea pseudo-tilesii*,[1] *Thalictrum minus*, *Geranium erianthum*, *Carex falcata*, *C. accrescens*, *Majanthemum bifolium*).

Исследования проводились на квадратных делянках размером 1 м^2 в трехкратной повторности по общепринятой методике (Работнов, 1961; Чижиков, 1961; Щербова, 1970). В табл. 1 приведены некоторые данные из наших исследований по годичным изменениям фитомассы растений при естественном развитии (Б) и при скашивании (А) разнотравно-мелкотравного луга. Данные получены путем осреднения по трем повторностям. По данным табл. 1 произведены расчеты мер разнообразия R_{S-V} и R_{R-R} с учетом долей фитомасс по сырому весу (табл. 2).

На основании данных табл. 2 можно сделать вывод, что при естественном развитии мелкотравно-разнотравного сообщества в конце вегетации каждый год видовое разнообразие постоянно. Это высказывание подтверждается данными численных расчетов как меры разнообразия Шеннона—Винера, так и меры разнообразия Реньи—Рао. Следовательно, в сложившемся травяном многовидовом сообществе при естественном его развитии количественные соотношения фитомасс популяций видов устойчивы, на что указывают численные значения мер разнообразий, рассчитанные для одного и того же сезона каждого года. При скашивании травостоя (табл. 2) существенных изменений в видовом разнообразии также не наблюдается. Однако наблюдается резкое снижение количества общей фитомассы разнотравно-мелкотравного сообщества при скашивании травостоя. Так, если при естественном развитии фитомасса по сырому весу равна в среднем за три года приблизительно 1000 г/м^2, то при скашивании травостоя в течение двух лет равна 391 г/м^2. Следовательно, несмотря

---

[1] Названия растений приводятся по работе В. Н. Ворошилова «Флора Советского Дальнего Востока» (1966).

ТАБЛИЦА 1

Годичные изменения фитомассы растений 30 видов[1] разнотравно-мелкотравного сообщества при естественном его развитии и при скашивании (сырой вес, г/м²)

Сроки сревания растений	Виды (нумерация единиц укоса 1 — 26)																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Общая фитомасса
1966 г.																											
25 VI (20 VII)[2] А	190.0	76.8	74.7	47.5	50.4	128.1	9.4	4.9	14.1	8.0	38.1	19.9	0.0	0.5	1.5	0.0	18.7	10.0	0.1	2.9	2.3	0.9	6.1	29.4	1.2	2.3	747.8
6 VIII Б	140.5	99.9	98.5	60.7	74.3	129.1	319.5	9.1	13.3	9.5	31.8	24.8	10.1	2.1	1.7	0.0	0.0	3.2	0.0	2.5	2.4	0.2	0.5	84.0	0.0	0.0	1117.7
1967 г.																											
17 VI (26 VII) А	96.4	41.5	29.2	33.8	27.0	0.0	0.0	2.8	13.9	2.8	28.6	13.8	0.0	2.0	3.0	0.4	8.6	3.8	0.1	1.0	0.3	0.6	0.6	11.9	0.3	1.7	344.8
15 VII Б	131.3	174.5	97.0	56.9	70.6	28.0	249.8	3.6	24.2	8.8	25.4	33.6	14.3	3.4	17.3	1.5	0.0	5.0	1.5	1.2	0.2	0.2	1.3	36.8	0.0	0.0	986.4
1968 г.																											
18 VI (14 VII) А	81.6	19.5	32.6	82.1	36.0	11.8	0.0	2.4	11.1	2.1	5.3	28.2	0.0	5.6	11.3	30.0	17.7	3.0	2.8	0.6	0.0	0.3	2.1	4.0	0.5	0.9	391.0
22 VII Б	271.7	71.5	76.6	85.9	84.7	41.0	0.0	3.3	17.4	7.1	30.2	22.1	11.8	3.4	22.6	4.9	10.8	10.3	2.1	0.9	0.0	0.7	2.5	33.8	0.0	0.0	815.3

Примечание: А — при скашивании травостоя, Б — при естественном развитии сообществ (без скашивания).

[1] Рассматривается 26 единиц укоса вместо 30, так как фитомасса 8 видов объединена попарно, что видно из следующего списка.
1 — Saussurea pseudo-tilesii, 2 — Thalictrum minus, 3 — Geranium erianthum, 4 — Carex accrescens, C. falcata, 5 — Chamaenerion angustifolium, 6 — Artemisia opulenta, 7 — Pleurospermum camtschaticum, 8 — Lathyrus pilosus, 9 — Calamagrostis langsdorffii, 10 — Galium boreale, G. kamtschaticum, 11 — Majanthemum bifolium, 12 — Pedicularis resupinata, 13 — Fritillaria camschatcensis, 14 — Allium victorialis, 15 — Solidago spiraeifolia, 16 — Hieracium umbellatum, 17 — Picris kamtschatica, 18 — Botrychium robustum, 19 — Rumex acetosella, R. aureostigmaticus, 20 — Lilium avenaceum, 21 — Ptarmica camtschatica, P. speciosa, 22 — Equisetum arvense, 23 — Potentilla stolonifera, 24 — Cacalia hastata, 25 — Coelopleurum gmelinii, 26 — Orchis aristata.

[2] В скобках указаны даты срезки отав.

ТАБЛИЦА 2

Меры разнообразия мелкотравно-разнотравного сообщества при естественном его развитии и при влиянии скашивания

При естественном развитии			При влиянии скашивания		
срок срезания растений	R_{S-V}	R_{R-R}	срок срезания растений	R_{S-V}	R_{R-R}
6 VIII 1966	3.26	2.84	25 VI 1966	3.34	2.94
15 VII 1967	3.23	2.89	17 VI 1967	3.33	2.93
22 VII 1968	3.31	2.67	18 VI 1968	3.50	3.08

на уменьшение почти в 3 раза фитомассы мелкотравно-разнотравного сообщества, видовая структура резко не изменилась.

На основании проведенных исследований по изучению устойчивости видовой структуры высокотравного сообщества (Сёмкин и др., 1973) и разнотравно-мелкотравного луга можно заключить, что в естественных условиях эти два сообщества из года в год в определенные периоды времени имеют одно и то же видовое разнообразие. Однако разнотравно-мелкотравный луг, в отличие от высокотранного, сохраняет устойчивое видовое разнообразие в определенное время каждого года при скашивании в течение двух лет, хотя общая фитомасса сообщества резко уменьшается. Следовательно, видовая структура разнотравно-мелкотравного сообщества более устойчива к скашиванию, чем высокотравного сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

Ларин И. В. (1962). Краткое руководство для геоботанических исследований. — Работнов Т. А. (1961). Изучение динамики ботанического состава травостоев сенокосов и пастбищ. В сб.: Методы опытной работы на сенокосах и пастбищах. — Рао С. Р. (1968). Линейные статистические методы и их приложения. — Сёмкин Б. И., В. И. Двойченков. (1973). Об эквивалентности мер различия и сходства. В сб.: Исследование систем. I. Анализ сложных систем. — Сёмкин Б. И., К. Д. Степанова, М. А. Щербова. (1973). Влияние скашивания на видовую структуру крупнотравного сообщества на Камчатке. Бот ж., 58, 5. — Чижиков О. Н. (1961). Учет динамики запаса кормовой массы пастбищ и сенокосов. В сб.: Методы опытной работы на сенокосах и пастбищах. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Шеннон К. (1963). Математическая теория связи. В сб.: Работы по теории информации и кибернетике. — Щербова М. А. (1970). Биологическое обоснование правильного использования главнейших типов лугов Камчатки. Автореф. дисс. — Эшби У. Р. (1959). Введение в кибернетику. — Behara M., P. Nath. (1973). Additive and non-additive entropies of finite partitions. Lect. Notes Math., 296.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
Тихоокеанский институт географии
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
Владивосток.

Получено 16 X 1974.

УДК 581.331.2 : 582.998 (571.56)

К. В. Белкина

СТРОЕНИЕ АПЕРТУР ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *ASTERACEAE* DUM. ФЛОРЫ ЯКУТИИ

K. V. BELKINA. SEED GRAIN APERTURE STRUCTURE IN SOME SPECIES OF THE *ASTERACEAE* FAMILY FROM THE FLORA OF YAKUTIA

Исследование строения апертур пыльцевых зерен видов *Asteraceae* из Якутии показало гораздо большую сложность их строения, нежели представлялось прежде. В статье охарактеризованы отдельные элементы апертур и намечены четыре типа их строения.

Для всех представителей сем. *Asteraceae* Dum. характерна сложная апертура пыльцевых зерен. Вопрос о структуре этого образования обсуждался многими палинологами, однако до сего времени не составилось единого мнения по этому вопросу, имеются расхождения как в отношении числа элементов, составляющих сложную апертуру, так и в отношении их названий.

Занимаясь описанием пыльцевых зерен якутских астровых, мы обратили внимание на одну особенность их сложной апертуры, которую никто еще ранее не отмечал. У пыльцевых зерен некоторых родов этого семейства, кроме крупной меридиональной борозды, в ее средней части располагается также меридиональная небольшая бороздка. У пыльцы *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Cacalia hastata* L., *Senecio congestus* (R. Br.) DC., *S. arcticus* Rupr. и *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (триба *Senecioneae* Cass.) апертуры состоят не из двух, а из трех и даже четырех элементов.

Во многих работах подчеркивается, что сложные апертуры образованы последовательными, несовпадающими отверстиями в различных слоях оболочки (Erdtman, 1952; Stix, 1960; Куприянова, Алешина, 1972).

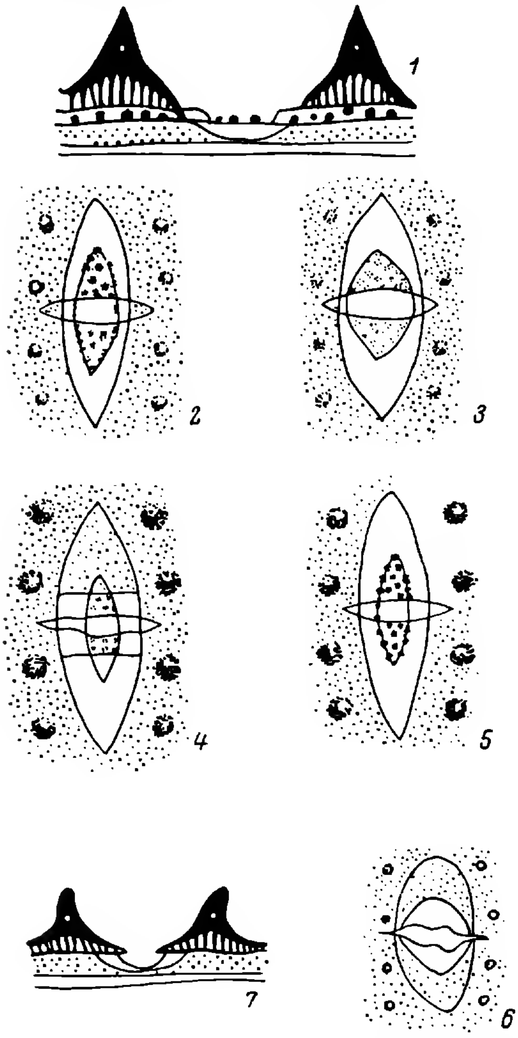


Рис. 1. Строение экзины в области апертур и характер апертур (IV типа).

1 — общее строение экзины пыльцевого зерна: *Senecio arcticus*, *S. congestus*, *Cacalia hastata*, *Ligularia sibirica*; апертуры: 2 — *Senecio arcticus*; 3 — *S. congestus*; 4 — *Cacalia hastata*; 5 — *Ligularia sibirica*; 6 — *Nardosmaia frigida*; 7 — строение экзины *Nardosmia frigida*.

Обнаруженная нами сложная апертура у перечисленных выше видов состоит из следующих элементов.

1. Меридионально расположенной, пересекающей экватор длинной борозды, образованной выпадением верхних скульптурных слоев —

крупных шипов, и первого ряда стерженькового слоя. Мембрана это борозды более или менее гладкая, с неясно точечной текстурой, которая образована за счет просвечивания головок столбиков второго стерженькового слоя. Она представляет собой подстилающий слой первого ряда стерженьков. Край борозды выявляется неотчетливо.

2. Второй меридиональной борозды более короткой, чем первая, расположенной в середине ее. Мембрана этой короткой борозды обычно крупнозернистая и бугорчатая. Эта борозда рассекает более глубокие слои экзины. Она возникла в результате выпадения подстилающего слоя первого ряда стерженьков и тем самым открылся второй ряд редко расставленных стерженьков, которые образовали бугорчатую мембрану этой короткой борозды. Мы предлагаем короткую более глубокую меридиональную борозду называть — инфракольпа (infracolpa), что значит ниже расположенная борозда.

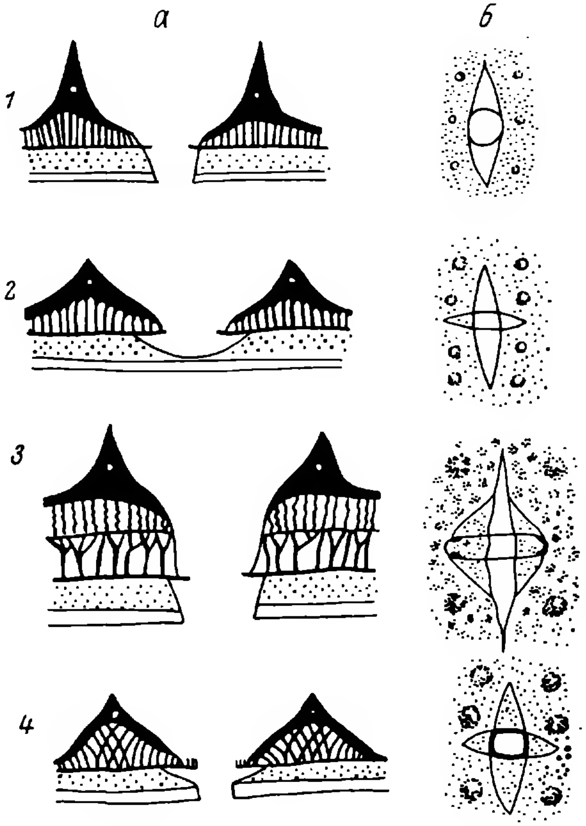


Рис. 2. Строение экзины в области апертур и характер апертур (I, II, III типов).

а — строение экзины; б — строение апертуры. 1 — *Antennaria dioica*; 2 — *A. villifera*; 3 — *Chrysanthemum sibiricum*; 4 — *Inula britannica*

Пыльцевые зерна *Senecio arcticus* и *S. congestus* хорошо отличаются друг от друга по характеру инфракольпы. У *S. arcticus* она узкая, мембрана ее мелкобугорчатая, тогда как у *S. congestus* борозда широкая, занимает почти всю ширину крупной меридиональной борозды, а мембрана ее зернистая (рис. 1, *1*, *2*, *3*; табл. 1, *1—8*, см. вклейку).

Мембрана инфракольпы пыльцевых зерен *Ligularia sibirica* крупнобугорчатая, у края борозды бугорки расположены более тесно друг к другу (рис. 1, *1*, *5*; табл. 1, *9—12*, см. вклейку).

У пыльцевых зерен *Cacalia hastata* инфракольпа с полюсов прикрыта разросшимися краями крупной меридиональной борозды. Мембрана, так же как и у *Ligularia sibirica*, крупнобугорчатая (рис. 1, *1*, *4*; табл. II, *1—4*, см. вклейку).

Некоторое отличие от вышеописанных видов в строении инфракольпы и в характере ее мембраны имеют пыльцевые зерна *Nardosmia frigida*, экзина их состоит из одного ряда стерженькового слоя; при выпадении этого ряда стерженьков образовалась крупная меридиональная борозда, мембрана ее мелкозернистая. Инфракольпа возникла при утончении слоев мэкзины, мембрана ее гладкая (рис. 1, *6*, *7*; табл. II, *5—8*).

3. Следующим элементом сложной апертуры является экваториально-вытянутая ора, возникшая в результате утончения слоев мэкзины.

4. В месте пересечения крупной меридиональной борозды, инфракольпы и оры имеется наиболее утонченный участок экзины — пора.

Пыльцевые зерна якутских астровых имеют четыре типа апертур.

I тип — 3-бороздно-поровый. Апертуры этого типа свойственны *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. и *Chrysanthemum sibiricum* DC. У пыльцевых зерен *A. dioica* борозды длинные, широкие в экваториальной частк и тонко оттянуто заостренные у полюсов, мембрана борозд гладкая; пора округлая, иногда немного шире борозды (рис. 2, *1*, *а*, *1*, *б*).

Большой интерес представляет характер апертур у пыльцы *Chrysanthemum sibiricum*. Борозды длинные, внезапно суженные к полюсам, в области пор резко расширяющиеся, мембрана борозд гладкая. Поры эллиптические, вытянутые по экватору, в местах соприкосновения линии поры и борозды имеются утолщенные бугорки. Поры прикрыты разросшимися краями борозды (табл. II, *13—18*; рис. 2, *3*, *а*, *3*, *б*).

II тип — 3-бороздно-оровый. Такой тип встречен у пыльцы *Antennaria villifera* Boriss. Борозды длинные, широкие в экваториальной части, заостренные у полюсов, мембрана борозд гладкая; оры экваториально-вытянутые, эллиптические (рис. 2, *2*, *а*, *2*, *б*).

III тип — 3-бороздно-порово-оровый. Примером этого типа может служить пыльца *Inula britannica* L. Борозды длинные, расширенные в экваториальной части и заостренные у полюсов; остатки стерженьков на подстилающем слое образуют мелкозернистую мембрану борозд; оры экваториально-вытянутые, эллиптические; поры четко очерченные (табл. II, *9—12*, см. вклейку; рис. 2, *4*, *а*, *4*, *б*).

IV тип — 3-бороздно-инфракольпатно-порово-оровый. К этому типу относятся пыльцевые зерна *Cacalia hastata*, *Senecio congestus*, *S. arcticus*, *Ligularia sibirica*, *Nardosmia frigida*. Характеристика сложной апертуры пыльцы этих видов изложена выше.

В данной статье мы ставим вопрос о том, что апертуры астровых гораздо более сложные, чем это было известно ранее. Количество слоев, участвующих в образовании этого или иного типа апертур, более детально можно выяснить только с применением электронной техники.

Автор выражает благодарность Л. А. Куприяновой за консультации и советы при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. (1972). Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР, 1 : 1—171. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Stix E. (1960). Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. Grana Playnol., 2, 2 : 41—114.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 17 X 1974.

УДК 581.162.1 : 547.919.7 : 582.5/9

Е. С. Николаева

О ПОЗЕЛЕНЕНИИ ЗАРОДЫШЕЙ НЕКОТОРЫХ *ANGIOSPERMAE*

E. S. NIKOLAEVA. ON THE TURNING GREEN OF SOME *ANGIOSPERMAE* EMBRYOS

В работе излагаются результаты пятилетних исследований автора по проблеме хлорофиллоносности различных частей семени покрытосемянных растений. За этот срок нами исследовано 500 видов в составе 320 родов, относящихся к 110 семействам, из них позеленение зародышей мы наблюдали у 200 видов, относящихся к 40 семействам. В работе рассматривается вопрос о позеленении зародышей в процессе развития семян и о встречаемости хлоропластов в эндосперме и семенной кожуре у некоторых видов.

Вопрос о хлорофиллоносности различных частей семени покрытосемянных растений, несмотря на более чем вековую его давность, остается недостаточно освещенным и на современном этапе развития науки. У ряда покрытосемянных растений при изучении процессов спорогенеза и гаметогенеза хлоропласты обнаружены в пыльниках, в пыльце и пыльцевых трубках, в материнских клетках мегаспор, в зародышевых мешках и яйцеклетках (Поддубная-Арнольди, 1952; Кантор, 1955; Лодкина, 1957; Полунина, 1961).

Сведения о встречаемости хлоропластов в эндосперме, различных частях зародыша и в семенной кожуре имеются в литературе, начиная с XIX в. (Lubbock, 1892; Netolitzky, 1926; Янишевский, 1927; Плотникова, 1949; Чернояров, 1952; Кантор, 1955, 1957; Атабекова, 1964; Худяк, 1964; Довбыш, 1969, и др.).

Проблема хлорофиллоносности зародышей и эндосперма покрытосемянных растений на протяжении ряда лет разрабатывается в лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (Иоффе, Яковлев, Жукова). В настоящее время по признаку хлорофиллоносности изучено более 1000 видов, что позволило М. С. Яковлеву и Г. Я. Жуковой (1968, 1973) выделить среди покрытосемянных две основные группы: лейкоэмбриофиты и хлороэмбриофиты.

Исследования всех таксонов покрытосемянных растений с целью выявления признаков хлорофиллоносности зародышей и эндосперма могут дать интересный материал для таксономии и филогении. В соответствии с планом координации исследований нами проведено изучение распространенности явления хлорофиллоносности зародышей, частично эндосперма и семенной кожуры некоторых *Angiospermae*. Объектами нашего исследования были виды цветковых растений флоры Ворошиловградской области и частично растения тропического и субтропического происхождения (у нас оранжерейные, тепличные и комнатные растения). Исследования проводилось на живом материале, препарированные семяпочки и зародыши изучались с помощью светооптической микроскопии. Изучение начиналось по возможности с более ранних фаз онтогенеза семени (шарообразная фаза зародыша) и продолжалось до окончательного созревания семени. За пять лет (1968—1972 гг.) были просмотрены семязачатки и зародыши 500 видов высших растений в составе 320 родов, относящихся к 110 семействам. Частично список видов, исследованных нами с целью выявления хлорофиллоносных зародышей, опубликован в работе Яковлева и Жуковой (1973), и в данной статье мы даем список только тех видов, которые не вошли в опубликованный список, а некоторые виды мы включаем в данный список в связи с получением дополнительных сведений.[1] Не все семейства изучались нами в равной степени,

---

[1] Списки видов проверены по Виллису (Willis, 1966) и по определителю (Визначник рослин України, 1965); их проверили также З. Т. Артюшенко и Н. Н. Цвелев, за что я им искренне благодарна.

Распространенность явления позеленения зародышей покрытосемянных растений

Семейства и виды	Наличие (+) или отсутствие (—) позеленения зародышей
А. Семейства, все исследованные представители которых имеют зеленые зародыши	
Asclepiadaceae	
Vincetoxicum stepposum Pobed.	+
Cruciferae	
Alyssum desertorum Stapf	+
Draba nemorosa L.	+
Hesperis tristis L.	+
Matthiola fragrans Bunge	+
Dipsacaceae	
Scabiosa ucrainica L.	+
Fabaceae	
Astragalus pubiflorus DC.	+
Astragalus sp.	+
» *tanaiticus* C. Koch	+
Glycyrrhiza glabra L.	+
Lathyrus pannonicus Garcke	+
Vicia pisiformis L.	+
Vigna sinensis (L.) Endl.	+
Geraniaceae	
Geranium robertianum L.	+
Lentibulariaceae	+
Utricularia sp.	
Malvaceae	
Abutilon theophrastii Medic.	+
Hibiscus cannabinus L.	+
Salicaceae	
Populus suaveolens Fisch.	+
» *trichocarpa* Hook.	+
» *pruinosa* Schrenk	+
Populus sp.	+
Salix alba l.	+
» *myrtilloides* L.	+
» *phylicifolia* L.	+
Salix sp.	+
Simaroubaceae	
Ailanthus altissima (Mill.) Swingle	+
Tiliaceae	
Corchorus olitorius L.	+
Tilia sp.	+
Б. Семейства, все исследованные представители которых имеют незеленые зародыши	
Acanthaceae	
Ruellia devosiana Morr.	—
Adoxaceae	
Adoxa moschatellina L.	—
Alliaceae	
Allium lineare L.	—
» *flavescens* Bess.	—
Apiaceae	
Turgenia latifolia (L.) Hoffm.	—
Asparagaeeae	
Asparagus officinalis L.	—
» *tenuifolius* Lam.	—
Begoniaceae	
Begonia sp.	—
Cannabinaceae	
Cannabis sativa L.	—
Humulus lupulus L.	—
Cannaceae	
Canna indica L.	—
Carpinaceae	
Carpinus betulus L.	—

(Продолжение)

Семейства и виды	Наличие (+) или отсутствие (—) позеленения зародышей
Commelinaceae	
Tradescantia sp.	—
Ebenaceae	
Diospyros lotus L.	—
Elatinaceae	
Elatine alsinastrum L.	—
Fumariaceae	
Fumaria parviflora Lam.	—
» *schleicheri* Soy.-Willem.	—
Gentianaceae	
Centaurium minus Moench	—
Iridaceae	
Iris halophila Pall.	—
Iris sp.	—
Labiatae	
Nepeta parviflora Bieb.	—
Liliaceae	
Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.	—
» *ucrainica* Klok.	—
Gagea sp.	—
Scilla sibirica Andrews	—
Tulipa silvestris L.	—
Onagraceae	
Epilobium sp.	—
Primulaceae	
Androsace elongata L.	—
» *turczaninovii* Freyn	—
Cyclamen persicum Mill.	—
Ranunculaceae	
Aconitum sp.	—
Anemone ranunculoides L.	—
Delphinium sergii Wissjul.	—
Urticaceae	
Urtica dioica L.	—
В. Семейства, в которых встречаются виды с зелеными и незелеными зародышами	
Amaryllidaceae	
Clivia sp.	—
Crinum sp.	—
Haemanthus albiflos Jacq.	+
» *katharinae* Baker	+
Narcissus sp.	—
Pancratium sp.	—
Zephyranthes sp.	—
Araceae	
Arum elongatum Stev.	—
Caryophyllaceae[1]	
Arenaria pineticola Klok.	+
Cucubalus baccifer L.	+
Dianthus sp.	—
Herniaria besseri Fisch.	—
» *glabra* L.	—
» *polygama* J. Gay	—
Stellaria media (L.) Vill.	+
Chenopodiaceae	
Atriplex sp.	+
Chenopodium album L.	+
Euphorbiaceae	
Euphorbia sp.	+
Fagaceae	
Quercus robur L.[2]	+
Oleaceae	

---

[1] У ряда видов семейства гвоздичных наблюдается незначительное кратковременное позеленение зародыша перед созреванием семян.

[2] У дуба наблюдается позеленение семядолей с поверхности.

(Продолжение)

Семейства и виды	Наличие (+) или отсутствие (—) позеленения зародышей
Fraxinus excelsior L.[1]	+
» *oxycarpa* Willd.	+
Fraxinus sp.	+
Polygonaceae	
Polygonum aviculare L.	+
» *pseudoarenarium* Klok.	+
Rutaceae	
Dictamnus gymnostylis Stev.	—
Scrophulariaceae	
Odontites serotina (Lam.) Dum.	—
Orthantha lutea (L.) Kerner ex Wettst.	—
Pedicularis kaufmannii Pinzger	—
Rhinanthus minor L.	—
Verbascum phoeniceum L.	—
Veronica austriaca L.	—
» *hederifolia* L.	—

полнее других исследованы *Cruciferae* (35 видов), *Fabaceae* (45 видов), *Rosaceae* (25 видов), *Salicaceae* (20 видов), *Caryophyllaceae* (20 видов), *Ranunculaceae* (15 видов), *Labiatae* (15 видов), *Scrophulariaceae* (20 видов). В большинстве других семейств удалось просмотреть зародыши нескольких видов, в ряде семейств (*Adoxaceae*, *Araceae*, *Aizoaceae*, *Cornaceae*, *Zygophyllaceae* и др.) исследовались зародыши только одного, двух видов, это в основном объясняется тем, что указанные семейства слабо представлены во флоре Ворошиловградской области.

Мы ни разу не наблюдали позеленение зародышей у видов следующих семейств: *Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Apiaceae*, *Apocynaceae*, *Aristolochiaceae*, *Bignoniaceae*, *Boraginaceae*, *Campanulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Compositae*, *Crassulaceae*, *Cucurbitaceae*, *Cyperaceae*, *Elaeagnaceae*, *Gramineae*, *Iridaceae*, *Juglandaceae*, *Juncaceae*, *Labiatae*, *Lythraceae*, *Moraceae*, *Onagraceae*, *Plantaginaceae*, *Portulacaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Santalaceae*, *Saxifragaceae*, *Thyphaceae*, *Vitaceae* и некоторых других.

Из 500 видов позеленение зародышей мы наблюдали у 200 видов, относящихся к 40 семействам.

Полученные нами данные в основном согласуются со сведениями, опубликованными в литературе другими авторами. У ряда видов сем. *Amaryllidaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Salicaceae* позеленение зародышей обнаружено впервые.

На основании данных литературы и наших исследований можно говорить о широкой распространенности явления хлорофиллоносности зародышей среди покрытосемянных и приуроченности этого явления к определенным, чаще крупным таксонам (семействам). Но встречаются и некоторые отклонения. Например, в сем. *Amaryllidaceae* зеленые зародыши мы наблюдали только у гемантус (*Haemanthus albiflos* Jacq., *H. katharinae* Baker), в сем. *Polygonaceae* — у видов спорыша (*Polygonum aviculare* L., *P. pseudoarenarium* Klok.).

А. И. Атабекова (1964) и М. И. Худяк (1964), рассматривая эмбриогенез люпинов, отмечают, что у *Lupinus albus* L. хлоропласты имеются только в подвеске зародыша. Мы три сезона высевали семена белого люпина и изучали зародыш в течение всего онтогенеза семени. Результаты наших исследований свидетельствуют о наличии хлоропластов в самом зародыше; зародыш *Lupinus albus* L. зеленый, так же как и зародыши других исследованных нами люпинов (*L. perenne* L., *L. bakeri* Lindl.) и всех других изученных нами растений сем. *Fabaceae*.

Среди семейств класса *Dycotyledoneae* зеленые зародыши встречаются значительно чаще, чем среди семейств класса *Monocotyledoneae*. Так, нами у однодольных зеленые зародыши наблюдались только в двух семействах, у трех видов, а всего (включая данные литературы) среди однодольных зеленые зародыши отмечены в семи семействах, у 19 видов.

---

[1] У ясеня наблюдается незначительное (слабое) и кратковременное позеленение зародыша.

Данные литературы и результаты наших исследований по вопросу о появлении хлоропластов в эмбриогенезе свидетельствуют о том, что у большинства видов, имеющих хлорофиллоносные зародыши, интенсивность зеленого цвета зародыша усиливается по мере его развития, а при окончательном созревании семян утрачивается, сохраняясь в зрелых семенах только у некоторых видов (*Salix*, *Haemanthus*, *Acer*, *Cephalaria*).

В сем. *Salicaceae* у исследованных нами видов рода *Salix* признак хлорофиллоносности зародыша, по сравнению с таковым у *Populus*, является наиболее константным: позеленение зародышей *Salix* начинается с ранних фаз эмбриогенеза (проэмбрио) и усиливается по мере дальнейшего развития, сохраняясь в зрелых семенах и даже в течение продолжительного периода их хранения. Виды рода *Populus* характеризуются незначительным и кратковременным позеленением зародышей (в течение 10—12 дней), к периоду полного созревания семян зародыши утрачивают зеленый цвет, становятся желтоватыми.

Интересные особенности позеленения зародышей наблюдаются у видов сем. *Caryophyllaceae*, у них незначительное и кратковременное позеленение зародышей происходит в период, предшествующий созреванию семян, когда кожура семени приобретает светло-коричневый цвет. В зрелых семенах зародыши утрачивают светло-зеленый оттенок. Незначительное и кратковременное позеленение зародышей мы наблюдали в созревающих семенах *Arenaria*, *Cucubalus*, *Stellaria*; мы продолжаем наблюдения над другими видами гвоздичных.

Анализируя исследованный материал по вопросу хлорофиллоносности зародышей покрытосемянных растений, нам представляется возможным ввести такие градации окраски: зародыши ярко-зеленые, зеленые, слабо-зеленые.

Наряду с бесцветными и зелеными зародышами у *Angiospermae* мы обнаружили зародыши других цветов. Например, зародыши телесного цвета у *Plantago*, розоватые у *Amaranthus*, цвета медного купороса у *Impatiens noli-tangere* L. из сем. *Balsaminaceae* (зародыш с ранних фаз развития и продолжительное время в эмбриогенезе остается бесцветным и только к периоду созревания семян его семядоли с периферии синеют).

Кроме зародыша и эндосперма, мы наблюдали хлоропласты также в кожуре семян у растений сем. *Cucurbitaceae*, *Urticaceae*, *Boraginaceae* (*Lappula*, *Myosotis*), *Caprifoliaceae* (*Viburnum*, *Sambucus*), *Ulmaceae* (*Ulmus*), *Cannabinaceae* (*Cannabis*, *Humulus*), *Caryophyllaceae* (*Cucubalus*).

Среди семейств, представители которых изучались нами с целью выявления позеленения зародышей, выделены следующие группы:

1. Семейства, все виды которых, исследованные нами, имеют незеленые зародыши, например *Cyperaceae*, *Gramineae*, *Solanaceae*, *Labiatae*, *Compositae*, *Boraginaceae* и др.
2. Семейства, все виды которых, исследованные нами, характеризуются хлорофиллоносными зародышами, например *Aceraceae*, *Cruciferae*, *Fabaceae*, *Violaceae*, *Salicaceae*, *Polygalaceae* и др.
3. Семейства, одни виды которых имеют незеленые зародыши, а у других видов зародыши зеленеют, например *Chenopodiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Amaryllidaceae*, *Polygonaceae* и др.

Работа выполнялась под руководством М. С. Яковлева, высококвалифицированные консультации я получала также от Г. Я. Жуковой и М. Д. Иоффе, за что приношу им искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Атабекова А. И. (1964). Эмбриогенез у люпина. Изв. Тимиряз. с.-х. акад., 4. — Визначник рослин України. (1965). — Довбыш Е. П. (1969). Пигменты пластид зерновок озимого ячменя. Укр. бот. ж., 3. — Жукова Г. Я. (1968). Хлорофиллоносность зародыша у покрытосемянных растений. Автореф. дисс. — Зонова Е. С. (1953). К эмбриологии некоторых представителей семейства ивовых. Автореф. дисс. — Иоффе М. Д. (1952). О наличии хлорофилла в эндосперме крестоцветных. ДАН СССР, 82, 3. — Иоффе М. Д. (1957). Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 4. — Кантор Т. С. (1955). Об активности хлоропластов зародыша льна. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 23. — Кантор Т. С. (1957). К эмбриологии культурного льна. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 29. — Лодкина М. М. (1957). Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 4. — Монтеверде Н. А., В. Н. Любименко. (1909). О зеленом пигменте внутренней оболочки семян некоторых *Cucurbitaceae* и его отношение к хлорофиллу. Изв. СПб. бот. сада, 9, 2—3. — Николаева Е. С. (1959). К эмбриологии ивы козьей *Salix caprea* L. Уч. зап. Луганск. гос. пед. инст., 9. — Николаева Е. С. (1964). К эмбриологии тополя *Populus balsamifera* L. Бот. ж., 49, 11. — Николаева Е. С. (1973). Позеленение зародышей в онтогенезе семени у некоторых *Angiospermae*. Матер. Всес. совещ. по эмбриол. растений. — Плотникова Т. В. (1949). Динамика хлоропластов при образовании цветка и семени ваточника. Тр. Бот. сада им. Фомина, 8, 5 : 20. — Поддубная-Арнольди В. А. (1952). Исследование зародышей у покрытосемянных растений в живом состоянии. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 4, 14. — Полуиина Н. Н. (1961). Хлоропласты в генеративных клетках пыльцевых зерен. В сб.: Морфогенез растений. — Худяк М. И. (1964). К вопросу о роли неассимилирующих хлоропластов в процессе плодообразования. Ж. общ. биол., 25, 5. — Циигер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологичесние свойства. — Чернояров М. В. (1952а). О хлорофиллоносных клетках развивающегося пыльника цветковых растений. Изв. АН АрмССР, 5, 6. — Чернояров М. В. (1952б). О зелености развивающихся зародышей. Изв. АН Арм. ССР, 5, 7. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 2. — Яковлев М. С., Г. Я. Жукова. (1968). Явление хлорофиллоносности зародыша, его распространение среди покрытосемянных и возможное таксономическое значение. Реф. докл. Всес. межвуз. конф. по морфол. раст. — Яковлев М. С., Г. Я. Жукова. (1973). Нокрытосеминные растения с зеленым и бесцветным зародышем. — Янишевский Д. Е. (1927). К характеристике *Polygonum salsugineum* Bieb. и гетерокарпия у рода *Polygonum* секции *Avicularia*. Изв. Сарат. общ. естествоиспыт., 2, 1. — Lubbock F. A. (1892). Contribution to our knowledge of seedlings, 1, 2. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. — Willis I. C. (1966). A dictionary of the flowering plants and ferns.

Ворошиловградский
педагогический институт.

Получено 24 V 1974.

УДК 581.9 (571.5)

В. Б. Куваев

НОВИНКИ ДЛЯ ФЛОРЫ ЮГА ГОР ПУТОРАНА (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ). 3

W. B. KUVAJEV. NOVELTIES FOR THE FLORA OF THE SOUTHERN PART OF THE PUTORANA MOUNTAINS. 3

В 3-м сообщении приводятся дополнения к перечню сосудистых спайнолепестных растений, обнаруженных на юге гор Путорана в 1968 г. (Куваев и др., 1971) по сборам 1969—1970 гг. Указывается 31 вид, в том числе 2 новых вида — *Thymus purpureo-violaceus* Bycz. et Kuvajev, *T. putoranicus* Bycz. et Kuvajev — и 2 новых подвида — *Dracocephalum nutans* subsp. *subarcticum* Kuvajev, *Euphrasia altaica* subsp. *glabra* Kuvajev. Описания новых подвидов приводятся в данном номере журнала в разделе «Новые таксоны». С учетом этих дополнений конкретная флора сосудистых растений бассейна оз. Някшингда (~800 км²) достигает, по нашим данным, 334 видов, а общее число их для юга Путораны 390.

В данном дополнении к ранее опубликованному списку сосудистых растений юга Путораны (Куваев и др., 1971) приводятся *Papaver variegatum* и виды спайнолепестных растений, обнаруженные в 1969—1970 гг. Порядок изложения материала и сокращения те же, что в предыдущих сообщениях (Куваев, 1972, 1974). Цитируемые сборы хранятся в основном в гербарии им. П. Н. Крылова при Томском университете (ТК) и в гербарии МГУ (MW).

Papaver variegatum Tolm.[1] 700—1050 м. Горнотундровый мак, близкий к *P. lapponicum* (Tolm.) Nordh., за который принимался ранее (Куваев и др., 1971, № 144). Отличается полихроизмом: на юге (Някшингда) распространена желтоцветковая раса (№ 62, 22 VII 1969, и др.), севернее (оз. Сиговое) — белоцветковая (№ 166, 10 VIII 1969, и др.), реже встречаются растения с розовыми цветками (№ 177-2, 11 VIII 1969).

1 (360).[2] *Pyrola conferta* Fisch. ex Cham. et Schlecht. in Linnaea, 1 : 514 (*P. minor* f. *minor* Ledeb. in Fl. ross. II : 914: «racemo plerumque magis conferto»). 500—610. Любопытная грушанка, отмечавшаяся для Уналашки и обнаруженная мной в забайкальской коллекции гербария им. П. Н. Крылова. Отличается от *P. minor* L. s. str. почти сидячим рыльцем (столбик $\leqq$0.5 мм дл.) и укороченной кистью (редко более 2 см дл.) при общих очень малых размерах, высота 7—10 (12) см. Речные долины бассейна оз. Агаты Верхнего на западном пределе обследованного района. 1970 : № 59-4, 28 VII, рч. Хариусован, лиственничный полупарк; № 67-1, 30 VII, рч. Еловая, разнотравный тальник с березой. *P. minor* приводится Б. А. Юрцевым и др. (1971) для приенисейской полосы.

2 (361). *P. rotundifolia* L. 220. Редкое. Не вполне типичный экземпляр, по некоторым признакам приближающийся к *P. media* Sw., собран на западном пределе исследованного района в елово-лиственничной чаще у устья р. Еловой по сев. берегу Агаты Верхнего, № 52-6, 27 VII 1970.

3 (362). *Ramischia secunda* (L.) Garcke. Не вполне характерные формы отмечались и ранее для Някшингды (Куваев и др., 1971). Достаточно типичная форма собрана 12 VIII 1969 в разнотравном березняке на южн. склоне высоты 764, сев. берег Агаты Верхнего, № 238-7, 495—500 м.

4 (363). *Swertia obtusa* Ledeb. 460—690. Исключительно в речных долинах, у границы древесной растительности, массово (в 1968 г. была пропущена — долины не обследовались). № 109, 27 VII 1969, средн. течение р. Сенган, луговины в лиственничнике (Някшингда); № 129-6, 17 VII 1970; верховья р. Мунгуме, травяно-ивняковые луговины; описание 269, 18 VIII 1970, верховья левого притока р. Чепкокто, моховой тальник; описание 241, 10 VIII 1970, осоковый тальник по зап. берегу оз. Тембенчи, и др. Приводится для Някшингды по сборам В. Паутовой (Водопьянова и др., 1973).

5 (364). *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. 385. Только в разнотравном тальнике в дельте Чепкокте (вост. берег Тембенчи), № 147-1, 18 VIII 1970. Изредка — под Норильском (Москаленко, 1970).

6 (365). *P. boreale* Adams. 480. Арктический вид, также в субарктических высокогорьях (Юрцев и др., 1971). Собственно на юге Путораны не найден; характерен для галечных берегов Сигового (№ 163-13, 9 VIII; № 215, 15 VIII 1969).

7 (366). *P. pseudopulchellum* V. Vassil. (определение проверено автором вида). 390. Только на суховатой опушке левого берега Мунгуме близ Тембенчи; близкий вид *P. pulchellum* Bunge отмечен для р. Амнундакта (оз. Аян, Ловелиус, 1970).

8 (367). *Myosotis palustris* L. 400—500. Разнотравные кустарники по рекам, не часто. № 60-5, 28 VII 1970, Хариусовая, var. *retrohirsuta* Litv., № 101-14, 27 VII 1969, среднее течение Сенгана, var. *nemorosa* Schmalh.

9 (368). *Dracocephalum nutans* L. subsp. *subarcticum* Kuvajev (subsp. nov.) (400) 500—600 (730). В отличие от типичной формы, преимущественно степной по своей экологии, данный подвид связан прежде всего с долинами в субарктических горах, особенно у верхней границы древесной растительности, и с поздно тающими снежниками по верховьям долин в гольцовом поясе; нами обнаружен в речных долинах, ориентированных

---

[1] Этот вид, а также *Thymus reverdattoanus* в этом сообщении приводятся без нумерации, так как они уже были приведены в сообщении первом под другими названиями и под №№ 144 и 218.

[2] В скобках продолжается нумерация, принятая в наших предыдущих сообщениях по флоре Путораны; после названий видов указываются высоты над уровнем моря в метрах.

преимущественно на юг. Наиболее характерные его обитания — низкотравные луговины.

10 (369). *Thymus evenkiensis* Byczennikova. 220—385. Отличается от *T. reverdattoanus* (см. ниже) голыми листьями. Галечные берега озер. 1969 : № 105-4, 28 VII, Някшингда у устья Сенгана; 1970: № 73-14, 2 VIII, Агата Верхнее у его восточной оконечности; № 91-17, 11 VII, берег Тембенчв южнее устья Чепкокто.

11 (370). *T. purpureo-violaceus* Byczennikova et Kuvajev in Animadversiones syst. ex Herb. Krylov. Univ. Tomsk., 1975 (typus TK; isotypus LE). От ближайшего *T. semiglaber* Klok. отличается наличием стелющихся бесплодных побегов, отстоящими (а не направленными вниз) волосками на стебле, длинночерешковыми листьями, иногда рассеянноволосистыми сверху (а не исключительно голыми), чашечкой обычно голой или только снизу коротковолосистой. Собранные образцы имеют интенсивную пурпурно-фиолетовую окраску всех надземных частей. Песчано-галечный пляж по бер. оз. Някшингда между метеорологической станцией Агата и устьем р. Бельдами, 275 м, № 159-3, 7 VIII 1969. Эндем Путораны?

12 (371). *T. putoranicus* Byczennikova et Kuvajev in Animadversiones syst. ex Herb. Krylov. Univ. Tomsk., 1975. От ближайшего *T. reverdattoanus* отличается прежде всего отогнутыми книзу волосками на стебле, от *T. jenisseensis* Iljin — более мелкими листьями, опушенными сверху. Сиговое, сырые базальтовые скалы по левому склону ущелья р. Водопадной ниже верхнего водопада, № 224-7, 17 VIII 1969, 540 м, В. Куваев (typus TK).

— *T. reverdattoanus* Serg. (Куваев и др., 1971, sub *T. altaicus* f. *hirsutus* Klok. et Schost.). 275—400; 765—850. Наиболее распространенный в Путоране тимьян. Горнотундровый и подгольцовый пояса (бровки базальтовых уступов, щебнистые участки, дресвяные бугры и т. п.), реже берега озер. 1968: № 58-1, 15 VII, берег Някшингды у г. Улу-Кодар, песчаный бугор; 1969: № 186-4, № 186-5, 12 VIII, южный склон высоты 1068 над Сиговым; № 245-1, 22 VIII, тундра под вершиной высоты 766 над южн. берегом Агаты Верхнего; 1970: № 115-3, 13 VIII, южн. склон высоты 832 над вост. бер. Тембенчи, и другие местообитания.

Собран гибрид *T. reverdattoanus*×*extremus* Klok., № 186-1, 12 VII 1969, Сиговое, и др.

13 (372). *Euphrasia altaica* Serg. subsp. *glabra* Kuvajev (subsp. nov.). 220. Мелкая очанка, отличающаяся от ближайшей *E. altaica* subsp. *altaica* (почти) голыми листьями с восковыми железками, обычно сливающимися в небольшие площадки. Отмечена нами только на северном галечно-песчаном берегу Агаты Верхнего с разреженным травяным покровом.

E. jacutica Juz. Опушка березовых лесков ниже поселка совхоза на о. Полярном у Игарки. Весьма вероятно нахождение в Путоране.

14 (373). *Pedicularis hirsuta* L. 1000. Арктическое (Юрцев и др., 1971); собственно югу Путораны не свойственно. Собрано в бассейне Сигового (ивняково-осоковая тундра по сев. склону высоты 1024 над правым берегом р. Энде, № 207-3, 14 VIII 1969. Отличается белым венчиком.

15 (374). *P. pennellii* Hult. 225—275. Сырые и обводненные обитания в низовьях р. Някшингды (лев. берег) и на юго-зап. берегу оз. Някшингды. По О. Н. Мироненко и др. (1971) — верховья р. Котуй, по Н. С. Водопьяновой и др. (1973) — у пос. Талнах (окр. Норильска).

16 (375). *P. sceptrum-carolinum* L. 300; 500—700. Тундровые болота над границей древесной растительности, речные долины и сырые берега озер. № 44-2, 21 VII 1969, южн. склон высоты 732 над сев. берегом Някшингды, 670 м; № 77-4, 3 VIII 1970, сев. берег Агаты Верхнего между Еловой и истоком р. Чинико, 220 м.

17 (376). *Galium septentrionale* Roem. et Schult. Типичная форма — у Игарки (1969: № 8-3, 4 VII; № 13-13, 9 VII); переходная к *G. boreale*

L. — в шиповниковом лиственничнике по р. Мунгуме у зап. берега Тембенчи, № 126-5, 17 VIII 1970, 400 м.

18 (377). *Adoxa moschatellina* L. 220—280. В уремах по дельтам речек, видимо, довольно обычна, хотя, кроме Н. Г. Москаленко (1970), упоминающей о возможности ее нахождения под Норильском, никем не отмечена.[1] 1969: № 148-15, 3 VIII, лиственничник с елью в пойме Бельдами (Някшингда); № 232-8, ельник по сев. берегу Агаты Верхнего в 1 км западнее отметки 219.9.

19 (378). *Aster sibiricus* var. *subintegerrima* Trautv. (*A. subintegerrimus* (Tr.) Ostenf. et Resv.). 275—390. Песчано-галечные берега озер. 1969: № 42-3, 22 VII, сев. берег Някшингды; № 49, 23 VIII, зап. берег Някшингды у истока р. Някшингды; 1970: № 91-16 11 VIII, вост. берег Тембенчи южнее устья Чепкокто, у базы экспедиции № 150.

20 (379). *Erigeron* sp. (cf. *E. borealis* (Vierh.) Simm.). 275—600. Растение с почти белыми язычковыми цветками и корзинками, меньшими чем у *E. eriocalyx* Vierh. (Куваев и др., 1971); обычно по валунным и галечным аллювиям. 1969: № 33-10, 19 VII, выход ручья к юго-зап. берегу Някшингды; 1970: № 60-1, 28 VII, низовья Хариусовой; № 128-2, 17 VIII, среднее течение Мунгуме.

21 (380). *Erigeron* sp. (cf. *E. schmalhausenii* M. Pop.). 490. Сходен с *E. elongatus* Ledeb., но язычки длинные, заметно превышают диск. Собран на базальтовом уступе в лиственничнике по правому склону долины р. Негнёкит (зап. берег Тембенчи), № 107-2, 12 VII 1970. Неотличим от алтайских материалов, хранящихся под приведенным названием в гербариях БИН АН СССР и им. П. Н. Крылова; во «Флоре СССР», XXV : 265 приводится только для Средней Азии и Алтая.

22 (381). *Leucanthemum sibiricum* var. *peleiolepis* Trautv. (*Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel.). 390. Редкое. Галечный вост. берег Тембенчи южнее Чепкокто у базы экспедиции № 150, № 91-5, 10 VIII 1970. Изредка — под Норильском (Москаленко, 1970).

23 (382). *Artemisia mongolica* Fisch. ex Nakai. 275. Единственное известное нахождение — мс Агата, на песчаном пригорке у ручья, № 149, 22 VIII 1970 (заносное?).

24 (383). *Nardosmia angulosa* Cass. Близка к *N. frigida* (L.) Hook.; отличается большими крупнозубчатыми листьями, бледной окраской цветков и др., № 115-2, 27 VII 1969, тальник у перевального озера в истоках Сенгана, 785—790 м.

25 (384). *N. glacialis* Ledeb., 1050. Арктическое и субарктическое высокогорное растение (Юрцев и др., 1971); собственно югу Путораны не свойственно, единственное нахождение у нас — бассейн Сигового, высокогорные обводненные осочники на южн. отроге высоты 1086, № 178-1, 11 VIII 1969. У нашего образца листья почковидные, как у *N. saxatilis* Turcz.

26 (385). *N. laevigata* (Willd.) DC. 240—250. По валунным мелководьям, реже близ наледей по р. Някшингда и низовьям ее притоков — Нёрунгдакон и др. 1969: № 253, 24 VIII; 1970: №№ 86-1, 87-6, 8 VIII. Собрана также на сев. берегу оз. Хантайское (Водопьянова и др., 1971).

27 (386). *Senecio resedifolius* Less. 695—875. Каменистые лишайниково-кустарничковые, алекториевые и прочие высокогорные тундры в бассейнах озер Агата, Някшингда, Тембенчи. 1969: № 65-2, 22 VII, высота 938 (Някшингда); № 117, 27 VII, правый борт долины Сенгана; 1970: № 42-2, 26 VII, высота 852 (Агата Нижнее); № 94-3, 10 VIII, вершина 876 (Тембенчи). Отмечается для большинства районов Путораны.

28 (387). *S. tundricola* Tolm. 700—750. Приводится Водопьяновой и др. (1973) для разных районов Путораны, включая Някшингду. Нами собраны формы, переходные от *S. tundricola* к *S. campester* (Retz.) DC. (№ 61-1, 22 VII 1969, тундровая болотистая седловина на отроге высоты 938 над Някшингдой, 750 м, и др.).

---

[1] Собрана в 1970 г. у Талнаха (Водопьянова и др., 1973).

29 (388). *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. 1000—1050. Наружные листочки обертки прилегающие, семянки вверху бугорчатые. Сиговое, высокогорная каменистая тундра на южн. отроге высоты 1086, № 177-5, 11 VIII 1969. Отмечается для тундр и ручьев у Норильска Н. Г. Москаленко (1970).

30 (389). *T. glabrum* DC. 660—700. Близок к предыдущему, но листочки обертки вниз отогнуты, семянки гладкие (в отличие от семянок *T. tundricola* Hand.-Mazz. светлые). Агата, подгольцовые сообщества. 1970: № 44-1, 26 VII, полянка в ольховнике на высоте 852; № 56-10, 28 VII, тальник в верховьях Хариусовой.

31 (390). *Crepis sibirica* L. 500. Единственное известное нахождение — на опушке разнотравных кустарников выше границы древесной растительности в долине Сенгана в среднем течении, № 101-17, 27 VII 1969. По Н. Г. Москаленко (1970), вероятно нахождение под Норильском.

Таким образом, общее число видов сосудистых растений для юга Путораны, по нашим данным, достигает 390. Конкретная флора бассейна Някшингды (~800 км²) составляет 334 вида. Сюда не входят отмеченные другими коллекторами виды; с их учетом обе цифры возрастут — для юга Путораны до 400 с лишним, для бассейна Някшингды до ~350 видов. Но и с этими поправками состав сосудистой флоры юга Путораны нельзя считать полностью выявленным. Дело не только в трудности достаточно детального охвата всех типов местоположений и местообитаний даже за 3 полевых сезона, но и в периодичности развития растений Заполярья. По-видимому, многие из здешних растений (*Aster sibiricus* var. *subintegerrima*, *Artemisia tilesii* и др.) развивают не ежегодно генеративные и даже вегетативные надземные органы и могут быть обнаружены далеко не каждый год.

Рассмотрение общего распространения видов показывает, что горы Путорана — своеобразный перекресток миграционных путей. Здесь происходит наложение ареалов восточных и западных арктических и субарктических видов. Восточные виды, находящие в Путоране западный предел распространения, преобладают: это *Juncus longirostris*, *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Corydalis arctica*, *Draba pseudopilosa*, *Saxifraga firma*, *S. nelsoniana*, *Potentilla uniflora*, *Astragalus frigidus* subsp. *minutulus*, *Thymus extremus*, *Pedicularis adamsii*, *P. pennellii*, *Nardosmia glacialis* и др. Растения западных секторов Арктики, заходящие в Путорану, немногочисленны (*Selaginella selaginoides*, *Sanguisorba polygama*, *Erigeron borealis* и немногие другие).

К восточноарктическим видам тесно примыкает самая обширная группа видов, основная часть ареалов которых приходится на Якутию и нередко шире — на Северо-Восток Азии. Сюда могут быть отнесены *Trisetum subalpestre*, *Agropyron confusum*, *A. jacutense*, *Juncus leucochlamis* var. *borealis*, *Salix boganidensis*, *S. saxatilis*, *Stellaria fischeriana*, по-видимому, *Trollius boreosibiricus*, *Papaver nudicaule*, *Potentilla inquinans*, *P. stipularis*, *Viola epipsila* subsp. *repens*, *Peucedanum salinum*, *Polemonium pseudopulchellum*, *Mertensia sibirica*, *Euphrasia jaeutica* (Игарка), *Campanula langsdorffiana*; особенно многочисленны сложноцветные — *Tanacetum boreale*, *Nardosmia gmelinii* (на запад до севера Урала), *Cirsium helenioides*, *Saussurea tilesii*, *Taraxacum macilentum*, *T. glabrum*, *Leucanthemum sibiricum* var. *peleiolepis*. Сюда можно присоединить и виды, особенно широко распространенные на Дальнем Востоке (*Betula middendorffii*, *Barbarea orthoceras*, *Ribes triste*, *Callitriche subanceps*) или в Забайкалье в широком понимании (*Deschampsia sukatschevii*, *Rheum compactum*, *Pyrola conferta*, *Rhododendron aureum*). Часть видов как бы соединяет здешнюю флору с монгольской (*Rheum compactum*, *Artemisia mongolica*, *A. leucophylla*, обычная также на Северо-Востоке Азии).

Интересно нахождение в Путоране видов, общих с Алтаем, Саянами и даже горами Средней Азии. Это *Betula rotundifolia*, *Salix sapeshnikovii*, *Euphrasia altaica* s. l., *Nardosmia saxatilis*. Сюда можно отнести и обычные также на Северо-Востоке Азии *Carex macrogyna*, *Festuca altaica* (отмечена также на Аляске).

Западные бореальные и гипоарктические виды также малочисленны, как и западноарктические (*Salix lapponum*, *Betula humilis*, *Aconitum exelsum*=*A. septentrionale* Koelle, *Viola epipsila* и немногие другие).

Выдвинутость таймырской части континента к полюсу обусловливает продвижение на север ряда видов, распространенных в общем гораздо южнее. Это свойственная горам Средней Азии, Алтая, Прибайкалья и Монголии *Carex macrogyna* (заходит также в низовья Лены и на Чукотку), *Salix rhamnifolia*, *Trollius asiaticus* (также Гыдан, Ямал), *Geranium bifolium*, *Dracocephalum nutans* subsp. *subarcticum*, *Nardosmia laevigata*, *Erigeron schmalhausenii* s. l., *Crepis sibirica*.

Известные эндемичные растения имеют ранг не выше внутривидовых таксонов или дробных видов: *Agropyron jacutense* var. *glabrescens*, *Thymus evenkiensis*, *T. purpureo-violaceus*, *T. putoranicus*, *T. reverdattoanus*, *Euphrasia altaica* subsp. *glabra* и др.; данные об их распространении нуждаются в уточнениях.

Характеризуя Путорану как территорию, на которой перекрещиваются миграционные пути видов, относящихся к весьма различным географо-генетическим элементам, следует признать ее наиболее тесные флористические связи с Северо-Востоком Азии (восточносибирские секторы Арктики, Якутия, Прибайкалье и др.). Этот вывод совпадет с основными положениями работы Б. А. Юрцева и др. (1971) по генезису флоры Путораны.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1971). I—VI. — Быченникова Н. К., В. Б. Куваев. (1975). Новые виды *Thymus* L. с гор Путорана (север Средней Сибири). Animadvs. syst. ex Herb. Krylov. Univ. Tomsk. — Водопьянова Н. С., А. А. Киселева, Л. И. Малышев, Ю. Н. Петроченко. (1971). Редкие растения с гор Путорана. 1. Бот. ж., 56, 8. — Водопьянова Н. С., М. М. Иванова, А. А. Киселева, Ю. Н. Петроченко. (1973). Редкие растения с гор Путорана. 2. Новости сист. высш. раст., 10. — Водопьянова Н. С., Р. Е. Крогулевич. (1974). Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь (плато Путорана, Заенисейский север). Бот. ж., 59, 6. — Куваев В. Б. (1972). Новинки для флоры юга гор Путорана (1-е сообщение). Бот. ж., 57, 7. — Куваев В. Б. (1974). Новинки для флоры юга гор Путорана (Восточная Сибирь). 2. Бот. ж., 59, 2. — Куваев В. Б., Н. С. Водопьянова, С. Ю. Андрулайтис. (1971). К флоре бассейна оэера Някшингда (юг Путораны). Бот. ж., 56, 2. — Ловелиус О. Л. (1970). Флористические находки в горах Путорана (Восточная Сибирь). Новости сист. высш. раст., 1969, 6. — Мироненко О. Н., В. В. Петровский, Б. А. Юрцев. (1971). К изучению флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 7. — Москаленко Н. Г. (1970). К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато. Бот. ж., 55, 2. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXIX. — Юрцев Б. А., О. Н. Мироненко, В. В. Петровский. (1971). О географических связях и происхождении флоры плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 9. — Gmelin J. G. (1747—1769). Flora sibirica sive plantarum Sibiriae. — Ledebour C. (1841—1853). Flora rossica sive enumeratio. . . I—IV. — Scheutz N. J. (1888). Plantae vasculares jenisseenses inter Krasnojarsk urbem et ostium Jenisei fluminis Hactenus lectae. — Schmidt F. (1872). Florula jeniseensis arctica. In: Wissenschaftliche Resultate der zur Aufsuchung Mammutacadavers. . . ausgesandten Expedition. Memoir. de L'Academie Imp. Sci. St.-Petersb., VII, ser., XVIII, 1.

Московская
ветеринарная академия.

Получено 5 III 1974.

УДК 581.9 (471.51)

Т. П. Ефимова, В. В. Сентемов

НОВЫЕ НАХОДКИ ВО ФЛОРЕ УДМУРТИИ

T. P. YEFIMOVA, V. V. SENTEMOV. NEV FINDS IN THE FLORA OF UDMURTIA

При изучении флоры Удмуртии за последнее время найдены новые виды растений, не указанные ранее в опубликованных работах по флоре республики (Ефимова, 1972а, б), а также новые заносные растения. Приводим список найденных видов (названия растений даны по «Флоре средней полосы Европейской части СССР» Маевского, 1964).

Новые растения местной флоры (12 видов)

Potentilla humifusa Willd. — Вид указан Маевским (Маевский, 1964) для Горьковской области. В Удмуртии собран у пос. Чутырь Игринского района.

Astragalus sulcatus L. — Найден на травянистом склоне у дер. Гожня Мало-Пургинского района. В. С. Говорухин (1937) указывает северную границу распространения вида — 56—57° с. ш.

Spergularia salina J. et C. Presl. — Найден вдоль дороги на сырых местах в долине р. Позимь в окресностях г. Ижевска.

Corydalis intermedia (L.) Merat. — Найден на склонах в лесу у пос. Бураново Мало-Пургинского района.

Hesperis pycnotricha Borb. — Собран у дер. Пазелы Завьяловского района. Указывается для Тат. АССР (Маевский, 1964) как одичавшее растение.

Achillea salicifolia Bess. — Найден у ст. Кузьма Кезского района и у пос. Тюлькино-Пушкари Увинского района.

Achillea septentrionalis (Serg.) Botsch. — Собран у пос. Пугачево Мало-Пургинского района.

Echinops ritro L. — Найден у пос. Чутырь Игринского района.

Cypripedium guttatum Sw. — Найден на берегу р. Кильценки около пос. Рябово Увинского района.

Eleocharis mamillata Lindb. — Собран по берегам рек Валы и Чепцы.

Carex sylvatica Huds. — Собран у пос. Ягул Кизнерского района.

Elytrigia lolioides (Kar. et Kir.) Nevski. — Найден у с. Чеганда Каракулинского района.

Адвентивные растения

Potenilla chrisantha Trev. и *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn. — Собраны на железнодорожной насыпи у ст. Кузьма Кезского района. Последний вид встречается также у ст. Сарапул и Гожня.

Silene repens Patr., *Oenothera biennis* L., *Echium italicum* L. — Собраны на железнодорожной насыпи у ст. Гожня Мало-Пургинского района, а *Euphorbia exigua* L. и *Sideritis montana* L. — у пос. Пугачево этого же района.

Festuca polesica Zapal. — Собран на насыпи железной дороги Ижевск—Воткинск (на 41 км). Большинство из приведенных 8 видов адвентивных для Удмуртии растений — редкие или заносные виды средней полосы Европейской части СССР (Маевский, 1964).

Нахождение растений, новых для флоры Удмуртии, показывает, что флора республики изучена недостаточно. Дальнейшие исследования позволят выявить новые виды местной флоры, дадут возможность уточнить ареалы наиболее редких видов, нуждающихся в охране, наметить пути рационального использования полезных растений.

Гербарные образцы всех приведенных растений хранятся на кафедре ботаники Удмуртского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Ефимова Т. П. (1972а). Определитель растений Удмуртии. — Ефимова Т. П. (1972б). Растительность Удмуртии. В сб.: Природа Удмуртии. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы Европейской части СССР.

Удмуртский
государственный университет,
Ижевский сельскохозяйственный институт.

Получено 8 IV 1974.

УДК 576.312.37 : 633.854.74

А. В. Патудин, В. Н. Юрцев, Д. А. Пакалн

ЧИСЛА ХРОМОСОМ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SALVIA* L. (*LAMIACEAE*)

A. V. PATUDIN, V. N. YURTSEV, D. A. PAKALN. CHROMOSOME NUMBER IN SOME SPECIES OF *SALVIA* L. (*LAMIACEAE*)

На большом материале (более 250 определений) исследованы числа хромосом 38 видов рода *Salvia* L. Впервые приводятся числа хромосом для 10 видов: *S. tesquicola* 2n=14, *S. deserta* 2n=14, *S. armeniaca* 2n=18, *S. fominii* 2n=22, *S. kuznetzovii* 2n=16, *S. karabachensis* 2n=20, *S. moldavica* 2n=14, *S. daghestanica* 2n=22, *S. syriaca* 2n=20, *S. sarawschanica* 2n=20. Выявлены новые числа хромосом для *S. limbata* 2n=22, *S. beckeri* 2n=22, *S. verbascifolia* 2n=18 и у 25 видов подтверждены ранее опубликованные данные. На основе анализа оригинальных и литературных данных установлены основные числа для отдельных внутриродовых таксонов рода *Salvia* L.

Многие виды *Salvia* L. широко известны как эфирномасличные (*S. sclarea* L.), лекарственные (*S. officinalis* L., *S. aethiopis* L., *S. nemorosa* L.) и декоративные растения (*S. splendens* Sellow, *S. patens* Cav., *S. argentea* L.). Поэтому знание числа хромосом имеет не только таксономическое значение при уточнении систематического положения отдельных видов шалфея и установления родственных взаимоотношений между ними, но и прикладное значение, особенно при использовании ценных в промышленном отношении видов. Для сем. *Lamiaceae* наглядным примером тому являются работы А. Н. Луткова (1962, 1966) по экспериментальному получению полиплоидных форм мяты *Mentha piperita* L. Тетраплоидный сорт мяты Прилукская-6 (2n=144) содержит эфирного масла в 1.5 раза больше, чем исходный диплоидный клон. Полученные В. Д. Работяговым (1969, 1970, 1972) полиплоидные формы лаванды *Lavandula vera* DC. превосходят районированный сорт «Рекорд» по урожаю цветочного сырья в 2—2.5 раза и содержанию эфирного масла и 1.5 раза.

В последнее время возрос интерес к кариологическому изучению видов шалфея. В Чехословакии получены цветные мутанты *S. splendens* и проведен их подробный генетический анализ (Hendrychová-Tomková, 1964). Г. С. Турсин (1972) провел кариологическое изучение трех биотипов шалфея лекарственного в связи с разным проявлением мужской стерильности. А. А. Гостевым (1969, 1972) получены тетраплоидные формы шалфея мускатного, превышающие диплоидные растения по выходу эфирного масла и 2—2.5 раза. Поэтому, как справедливо отмечают Н. А. Чуксанова и Ш. А. Капланбекова (1971), при интродукции лекарственных и эфирномасличных растений из сем. *Lamiaceae* была бы полезна кариологическая характеристика их популяций в качестве критерия, определяющего направление, в котором должны вестись поиски наиболее продуктивных видов и форм. В настоящее время проявляется большой интерес к роду *Salvia* L. в связи с нахождением в шалфеях биологически активных хинонов и флавоноидов; успешные поиски перспективных эфирномасличных растений среди шалфеев выявили необходимость интенсивного цитологического изучения видов этого рода.

Проведенный нами анализ литературных данных и прежде всего фундаментальной сводки «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) показал, что среди 118 исследованных видов шалфея 19 были изучены повторно по их синонимическим названиям, у 68 видов числа хромосом определены только 1 раз, у 25 видов — дважды (причем в 14 случаях результаты определений оказались разными), у 7 видов — трижды (в отношении 5 видов результаты противоречивы) и. д. Только для 8 видов результаты определений совпали у всех исследователей. Недостатком большинства исследований является использование недостоверно определенного материала, полученного из ботанических садов и от семеноводческих фирм. Использование подобного материала для изучения кариологии дикорастущих видов недопустимо. Кроме того, во многих работах поражает явное пренебрежение к соблюдению современных правил таксономии; недаром в «Хромосомных числах» у 70 видов не указаны авторы. Поэтому в отношении отдельных видов трудно определить, какие же растения исследовались.

В этом кратком сообщении мы не делаем обзора всей имеющейся литературы по кариологии видов *Salvia*, которая приведена в книге «Хромосомные числа». Из последних работ по цитологии шалфеев необходимо отметить работу Чуксановой и Капланбековой (1971) по определению хромосомных чисел у четырех среднеазиатских видов и три интересных сообщения Афзал (Afzal, 1969, 1971, 1972) по цитотаксономии иранских и турецких видов шалфея. Афзал впервые опубликовала числа хромосом для малоазиатских эндемичных видов: *S. chrysophylla* — 2n=22, *S. tmolea* — 2n=22, *S. potentillaefolia* — 2n=16, *S. caespitosa* — 2n=14, *S. wiedemanni* — 2n=14, *S. montbretii* — 2n=22, *S. verbascifolia* —2n=16, *S. crassifolia* — 2n=22.

В данном сообщении приводятся результаты определений чисел хромосом у некоторых видов шалфея флоры СССР; особое внимание уделялось эндемичным видам. Число хромосом определялось в меристематических клетках кончиков корней у проростков семян шалфея. Семена проращивались на фильтровальной бумаге в чашках Петри при комнатной температуре. Фиксация корней производилась уксусным алкоголем (1 : 3) при температуре 18—20°. Затем изготавливались постоянные микротомные препараты по общепринятой методике. Толщина срезов — 10 мкм, срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну. Данные о происхождении исследованного материала и результаты определений хромосомных чисел приведены в таблице. Гербарий исследованного материала хранится на кафедре ботаники Московской сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева (ТСХА).

Всего нами были определены числа хромосом для 38 видов шалфея. Впервые приводятся числа хромосом для *S. armeniaca* 2n=18,[1] *S. deserta* 2n=14, *S. moldavica* 2n=14, *S. tesquicola* 2n=14, *S. kuznetzovii* 2n=16, *S. karabachensis* 2n=20, *S. daghestanica* 2n=22, *S. kopetdaghensis* 2n=20, *S. sarawschanica* 2n=20, *S. syriaca* 2n=20. Для 28 видов хромосомные числа были определены повторно. В отдельных случаях мы не смогли подтвердить предыдущие данные. Так, у *S. officinalis* и *S. grandiflora* 2n=14, а не 16, как указывают Грубый (Hrubý, 1935) и Шеель (Scheel, 1931). К тому же мнению пришла и Афзал (1971), исследовавшая проростки семян *S. grandiflora* и *S. grandiflora* subsp. *rotundifolia* из Турции.

В отличие от Грубого (1934) и Фелфолди (Felföldy, 1947), которые установили соматическое число для *S. aethiopis* 2n=24, мы подтверждаем данные С. В. Яковлевой (1933), впервые установившей для этого вида из Крыма 2n=22. Такие же диплоидные наборы хромосом имели исследованные нами растения из Подмосковья, с Кавказа и из Крыма.

В 1954 г. Делестэн (Delestaing) определил число хромосом у двух кавказских эндемов *S. limbata* 2n=34 и *S. beckeri* 2n=16. К сожалению, ничего не известно о происхождении изучавшихся растений, поэтому

---

[1] Латинские названия видов, приведенных в таблице, в тексте даются без авторов.

Числа хромосом у исследованных видов *Salvia*

Вид	2 n	Происхождение материала
Подрод *Salvia*		
Секция *Sphace*		
S. grandiflora Etl.	14	УССР, Крым, г. Ялта, окр. Никитского бот. сада, по склону выше шоссе Ялта — Симферополь, 15 VIII 1973, № 25, А. В. Патудин
S. officinalis L.	14	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Франция, Бот. сад Страсбургского университета), 15 VIII 1972, № 1, Патудин
S. ringens Sibth. et Smith	12	Краснодарский край, окр. г. Анапы, 20 VIII 1972, № 11, Патудин
S. scabiosifolia Lam.	14	Крым, окр. г. Старый Крым, гора Агармыш, 18 VIII 1973, № 27, Патудин
S. triloba L.	14	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Венгрия, Бот. сад института в г. Вацратот), 15 VIII 1972, № 2, Патудин
Секция *Drymosphace* Benth.		
S. glutinosa L.	16	АбхАССР, окр. оз. Рица, 4 X 1971, № 104, Патудин
S. przewalskii Maxim.	16	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Бот. сад Варшавского университета), 27 VII 1972, № 7, Патудин
Подрод *Sclarea* (Moench) Benth.		
Секция *Horminum* (Moench) Benth.		
S. horminum L.	16	Крым, окр. г. Белогорска, 1 VIII 1973, № 5, Патудин
S. viridis L.	16	ТуркмССР, окр. г. Кара-Кала, 15 VI 1972, № 239, Патудин
Секция *Aethiopis* Benth.		
S. aethiopis L.	22	Крым, окр. г. Старый Крым, 29 VIII 1973, № 9, Патудин
S. argentea L.	22	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Швейцария, Бот. сад Базельского университета), 14 VII 1972, № 6, Патудин
S. beckeri Trautv.	22	ДагАССР, окр. пос. Рутул, 11 VII 1971, № 368, Д. А. Пакалн
S. ceratophylla L.	22	АрмССР, Абовянский р-н, с. Ацаван, 8 VIII 1973, № 571, Пакалн
S. fominii Grossh.	22	АрмССР, Таллинский р-н, пос. Верин-Таллин, 26 VII 1972, № 414, Пакалн
S. daghestanica Sosn.	22	ДагАССР, окр. пос. Гуниб, 9 VII 1971, № 360, Пакалн
S. karabachensis Pobed.	20	АзССР, Лачинский р-н, с. Забух, 31 V 1972, № 137, Пакалн
S. kopetdaghensis Kudr.	20	ТуркмССР, горы Копетдаг, окр. пос. Хейрабад, 21 VI 1972, № 289, Патудин
S. limbata C. A. Mey.	22	АрмССР, Абовянский р-н, с. Ацаван, 8 VIII 1973, № 572, Пакалн
S. sclarea L.	22	Крым, окр. г. Алушты, вдоль шоссе Ялта — Симферополь, 29 VIII 1973, № 15, Патудин
S. sarawschanica Regel et Schmalh.	20	ТаджССР, горы Ходжа-Казиан, к востоку от кишл. Кабадиан, 24 V 1960, № 380, В. П. Бочанцев и Т. В. Егорова
S. spinosa L.	20	ТуркмССР, окр. г. Ашхабада, 25 VI 1972, № 178, Патудин

Вид	2n	Происхождение материала
S. syriaca L.	20	АрмССР, окр. с. Чива, по дороге Ехегнадзор — Ереван, 4 VII 1973, № 388, Пакали
S. verbascifolia Bieb.		АзССР, окр. г. Шамхор, 8 VI 1973, № 407, Пакали
Секция *Plethiosphace* Benth.		
S. algeriensis Desf.	40	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Франция, Бот. сад университета в г. Нанси), 12 VII 1972, № 4, Патудин
S. armeniaca (Bordz.) Grossh.	18 (19, 20)	АрмССР, Севанский р-н, с. Чкаловка, 17 VII 1972, № 321, Пакали
S. austriaca Jacq.	18	Крым, окр. г. Феодосии, 23 VIII 1973, № 16 Патудин
S. deserta Schang.	14	КиргССР, окр. г. Пржевальска, 21 VII 1971 № 78, Патудин
S. dumetorum Andrz. ex Besser	14	МолдССР, Котовский р-н, между г. Котовском и с. Лопушной, 26 VIII 1972, № 12, Патудин
S. jurisičii Kosanin	22	Москва, Бот. сад ТСХА (происхождение: Бот. сад Бухарестского университета), 22 VIII 1972, № 3, Патудин
S. kuznetzovii Sosn.	16 (14)	Северо-Осетинская А. О., Эльхотовский р-н, с. Эльхотово, 11 VII 1972, № 302, Пакали
S. moldavica Klok.	14	МолдССР, окр. с. Арионешты, 25 VIII 1972, № 10, Патудин
S. nemorosa L.	14	УССР, Полтавская обл., Лубненский р-н, окр. с. Снетин, 30 VIII 1972, № 39, И. И. Кузнецова
S. nutans L.	22	Крым, окр. г. Белогорска, 29 VIII 1973, № 6, Патудин
S. pratensis L.	16	Моск. обл., Серпуховский р-н, окр. дер. Лужки, надпойменная терраса р. Оки, 28 VII 1970, № 38, Патудин
S. tesquicola Klok. et Pobed.	14	Крым, г. Керчь, 24 VIII 1973, № 8, Патудин
S. verbenaca L.	14	Крым, с. Никита, близ сан. Сосняк, 21 VI 1971, № 19, Патудин
S. virgata Jacq.	32	Крым, окр. Никитского бот. сада, 1 VIII 1972, № 26, Патудин
Подрод *Covola* Medik.		
Секция *Hemisphace* Benth.		
S. verticillata L.	16	Крым, окр. Никитского бот. сада, обочина шоссе Ялта—Симферополь, 21 VIII 1972, № 19, Патудин
	32	АрмССР, Азизбековский р-н, пос. Джермук, 22 VII 1972, № 370, Пакали

Примечание. Постоянные препараты и соответствующие гербарные образцы исследованных видов *Salvia* хранятся на кафедре ботаники ТСХА.

трудно говорить о географической приуроченности описанных им кариотипов. Следует все же предположить, что он работал с явно невыверенным материалом, учитывая трудность в получении семян такого узкого эндема, как *S. beckeri*. Мы установили для *S. limbata* и *S. beckeri* новое число хромосом 2n=22, причем семена были собраны в классических местообитаниях этих видов на Кавказе.

Литературные данные и наши исследования показывают, что большинство исследованных видов шалфея являются диплоидами, хотя среди них встречаются и тетраплоиды. Впервые на наличие среди шалфеев спонтанно возникших полиплоидов указала Афзал (1969). Она обратила внимание на то, что растения *S. verticillata* из Южной Франции являются диплоидами (2n=16), а произрастающие в Иране — тетраплоидами

(2n=32). Подобные же результаты получили и мы при исследовании *S. verticillata* из различных районов Советского Союза. Растения из Крыма (окрестности Никитского ботанического сада) и Подмосковья имели 2n=16, а собранные в Армении (Азизбековский р-н, курорт Джермук; Ехегнадзорский р-н, с Шатин) имели 2n=32. Таким образом, у *S. verticillata* существуют две кариологические формы: диплоидная 2n=16 и тетраплоидная 2n=32.

Тетраплоидные формы у *S. ceratophylla* (2n=44) обнаружила Афзал (Afzal-Rafll, 1972). Растения были собраны в Турции по дороге Анкара—Афион. Мы исследовали *S. ceratophylla* из с. Ацаван в Армении и нашли диплоидную форму 2n=22. Диплоидная форма этого вида произрастает и в Туркмении, судя по сообщению Чуксановой и Капланбековой (1971). Тетраплоидную форму обнаружила Яковлева (1933) у *S. foetida* (2n=44). Гексаплоидные формы, по-видимому, в настоящее время найдены только у *S. verbenaca* — 2n=54. Кариологическое исследование *S. verbenaca* из разных районов мира выявило несколько соматических чисел: 2n=42, 44, 54, 58, 60, 64. У *S. verbenaca* из южной Испании 2n=58 (Björkvist и др., 1969), из Греции 2n=42 (Bothmer, 1970), из алжирской Сахары 2n=42 (Reese, 1957). Амал Амин (Amal Amin, 1972), исследуя растения *S. verbenaca* var. *serotina* Boiss., собранные проф. Каирского университета Тахольмом на западном средиземноморском побережье Египта, определил 2n=44, а растения *S. verbenaca* с Балеарских островов (Dahlgren, и др. 1971) имеют соматическое число 2n=60. Растения *S. verbenaca*, собранные нами вдоль шоссе над Никитским ботаническим садом в Крыму, имели 2n=54. Такие же соматические числа определены у интродуцированных в Москве образцов *S. verbenaca*, семена которых мы получили из Польши, Бельгии и Франции.

Обращает на себя внимание тот факт, что у некоторых видов шалфея иногда встречаются соматические клетки с разными числами хромосом (в таблице они приведены в скобках). Так, у *S. kuznetzovii* встречаются соматические клетки с 2n=16 и 14. У *S. armeniaca*, кроме 2n=18, изредка встречаются также клетки с 2n=19 и 20. Исследованный нами образец *S. virgata* из Крыма (семена получены из Никитского ботанического сада под названием *S. sibthorpii* Sibth. et Sm.) имел химерное строение тканей, в которых встречаются клетки с 2n=28, 30 и 32, а у *S. villicaulis* Borb. (семена получены из Венгрии) 2n=18 и 20. Все названные выше виды относятся к секции *Plethiosphace*, виды которой легко скрещиваются между собой в природных и культурных ценозах, образуя многочисленные гибриды. Ими являются *S.*×*nemecii* Hrubý 2n=22 (*S. nutans*×*S. jurisicii*), *S.*×*podolica* Blocki 2n=20 (*S. pratensis*×*S. nutans*), *S.*×*sylvestris* L. (*S. nemorosa*×*S. pratensis*), которые Грубый (1941, 1948) исследовал как самостоятельные виды. Кроме того, по сообщению Хеджа (Hedge, 1972), еще два вида из этой секции — *S. cremenescensis* Besser и *S. cernua* Czern. — имеют явное гибридное происхождение.

Проследив распределение чисел хромосом у видов рода *Salvia* L., можно заметить, что отдельные секции характеризуются определенными числами хромосом. Впервые эту закономерность у шалфея отметила еще Яковлева (1933), которая указала для отдельных секций основные числа. При анализе оригинальных и литературных данных становится очевидной приуроченность основных чисел к отдельным секциям рода. Для видов секции *Sphace* характерно соматическое число 2n=14, виды секции *Drymosphace* имеют 2n=16 и 32. В подроде *Sclarea* для видов небольшой секции *Horminum* характерно 2n=16, в то время как виды с соматическими числами хромосом 2n=22 и 44, имеющие основное число хромосом x=11, и виды, имеющие 2n=20 с основным числом хромосом x=10, принадлежат к секции *Aethiopis*. Относящаяся к этому же подроду секция *Plethiosphace* цитологически не так однородна. Соматическими числами здесь являются 2n=14, 16, 18, 32. Виды с числом хромосом 2n=16 и 18, которые имеют основные числа x=8 и 9, образуют ряд *Pratenses* Pobed. (см. обработку рода *Salvia* L. Е. Г. Победимовой во «Флоре

СССР», 1954); виды с числом хромосом 2n=14, в основе которого лежит x=7, составляют ряд *Nemorosae* Pobed., а *S. austriaca* и *S. armeniaca*, имеющие 2n=18, относятся к ряду *Austriacae* Pobed. Несколько особо стоят *S. nutans* и *S. jurisicii* с 2n=22. Возможно, что при дальнейшем кариологическом изучении рода *Salvia* L., особенно американских видов подрода *Calosphace* Benth., будут обнаружены новые числа хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

Гостев А. А. (1969). Получение тетраплоидных форм у шалфея мускатного. Тр. Всес. НИИ эфирномасличных культур, 2. — Гостев А. А. (1972). Биологические особенности и перспективы хозяйственного использования индуцированных автополиплоидов у шалфея мускатного. Автореф. дисс. — Лутков А. Н. (1962). Полиплоидия и ее значение у эфирномасличных культур. В сб.: Полиплоидия у растений. Тр. Совещ. по полиплоидии растений 25—28 июня 1958 г. в Ленинграде. — Лутков А. Н. (1966). Полиплоидия в эволюции и селекции растений. В сб.: Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. — Работягов В. Д. (1969). Получение тетраплоидов у лаванды настоящей. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 1 (8). — Работягов В. Д. (1970). Получение полиплоидов у лаванды. В сб.: Актуальные проблемы изучения эфирномасличных растений и эфирных масел. — Работягов В. Д. (1972). Экспериментальная полиплоидия у лаванды настоящей *Lavandula vera* DC. Автореф. дисс. — Турсин Г. С. (1972). Биологические основы семеноводства шалфея лекарственного. Автореф. дисс. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). — Чуксанова Н. А. и Ш. А. Капланбекова. (1971). Числа хромосом у некоторых видов флоры СССР из семейств *Labiatae* Juss. и *Scrophulariaceae* Lindl. Бот. ж., 56, 4. — Яковлева С. В. (1933). Кариологические исследования некоторых видов *Salvia*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. 2, 5. — Afzal Z. (1969). Etude comparée de *Salvia verticillata* L. en Iran et en France. Ann. Fac. Sci. Marseille, 42. — Afzal Z. (1971). Contribution á l'étude cytotaxinomique des *Salvia* de Turquie, 1. Bull. Soc. bot. Fr., 118, 1—2. — Afzal-Rafll Z. (1972). Contribution á l'étude cytotaxinomique des *Salvia* de Turquie, 2. Bull. Soc. bot. Fr., 119, 3—4. — Amal A. (1972). Chromosome Counts of some Egyption plants. Bot. Notis., 125, 4. — Björkvist S., R. von Bothmer, Ö. Nilsson a. B. Nordenstam. (1969). Chromosome numbers in Iberian Angiosperms. Bot. Notis., 122, 2. — Bothmer R. von. (1970). Studies in the Aegean flora. XV. Chromosome numbers in *Labiatae*. Bot. Notis., 123, 1. — Dahlgren R., Th. Karlson, P. Lassen. (1971). Studies on the Flora of the Balearic Islands. 1. Chromosome numbers in Balearic Angiosperms, 124, 2. — Delestaing N. (1954). Contribution à l'étude cytologique du genre *Salvia*. Rev. Cytol. Biol. Vég., 15, 3. — Felföldy J. M. (1947). Chromosome numbers of certain Hungarian plants. Arch. Biol. Hungarica, 17, ser. 2. — Hedge I. C. (1972). Genus *Salvia* L. Flora Europaea, 3.— Hendrychová-Tomková J. (1964). Genetic analysis of colour mutants in *Salvia splendens*. Preslia, 36, 3. — Hrubý K. (1934). Zytologie und Anatomie der mitteleuropaischen Salbei-Arten. Beih. Bot. Centralbl., Abt. A, 52, 2. — Hrubý K. (1935). Some new *Salvia* species hybrids, their discription and analysis. Studies Plant Physiol. Lab. Charles Univ. (Prague), 5, 1. — Hrubý K. (1941). Untersuchung von zwei weiteren *Salvia*-Artbastarden. Věstn. Král. Čes. Spol. Nauk. Tř. Mat.-Přirod. (Prague), 9. — Hrubý K. (1948). The cytology of the species hybrid *Salvia nemecii* Hrubý. J. Genetics, 48, 3. — Reese G. (1957). Über die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenpflanzen. Flora, 146, 3. — Scheel M. (1931). Karyologische Untersuchung der Gattung *Salvia*. Bot. Arch., 32.

Московская
сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева.

Получено 5 XI 1973.

УДК 581.84 : 581.45+581.825.1 : 582.883.4

Г. В. Читанава

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ И ЧЕЧЕВИЧЕК НА НИХ У ТРЕХ ВИДОВ *EUCALYPTUS* (*MYRTACEAE*)

G. U. CHITANAVA. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAVES AND LENTILS ON THEM IN THREE SPECIES OF *EUCALYPTUS* (*MYRTACEAE*).

В статье описывается строение листа, происхождение и развитие на листе своеобразных пробковых утолщений (чечевичек) у трех видов эвкалипта. Чечевички, подобные чечевичкам стеблей других древесных пород, возникают в результате локального интенсивного деления субэпидермальных клеток мезофилла. Дальнейшее развитие чечевичек идет за счет деятельности возникшего феллогена, образующего радиальные ряды опробковевших клеток, направленных к отверстию чечевичек, выходящему на поверхность листа. Своеобразное строение чечевичек, расположение их на обеих сторонах листа, а также тесное примыкание их к водоносным клеткам его средних слоев свидетельствует о том, что они являются дополнительным к устьицам аппаратом, выполняющим функцию газообмена и транспирации. Этот аппарат имеет значение в связи с тем, что листья эвкалипта имеют плотные ткани. Все это приводит к усилению метаболизма, обусловливающего большую быстроту роста эвкалиптов, отсутствие у них периода естественного покоя и высокую интенсивность транспирации.

Эвкалипты являются ценными субтропическими растениями, культивируемыми в СССР на Черноморском побережье Кавказа. Полезные свойства эвкалиптов издавна привлекали внимание исследователей, и к настоящему времени подробно изучены в практических целях эфирные масла (Beker, Smith, 1920) и дубильные вещества (Turnbull, 1950) эвкалиптов, рассматривались вопросы их биологии, экологии, происхождения и эволюции рода, разрабатывалась методика гибридизации и селекции и выяснялось экономическое значение и перспективность видов, культивируемых в СССР (Пилипенко, 1950, 1951, 1962, 1963, 1970). Однако до сих пор недостаточно изучены анатомические особенности этого растения, выяснение которых может способствовать решению вопросов его физиологии, акклиматизации и морозоустойчивости.

Нами при исследовании структурных особенностей вегетативных органов трех видов эвкалипта (*E. cinerea* F. Muell., *E. viminalis* Labill. и *E. maideni* F. Muell.) были изучены в связи с их различной морозоустойчивостью характерные особенности строения листа, одной из которых является формирование пробковых утолщений, так называемых чечевичек. Заложение последних, как правило, происходит в субэпидермальных слоях мезофилла, т. е. в палисадных слоях.

К общим структурным особенностям листа, присущим всем исследованным нами видам эвкалипта, относятся: наличие многочисленных устьиц энциклоцитного (кольцеклетного) типа, изопалисадность, образование крупных сферических эфирномасличных вместилищ схизолизигенного происхождения, накопление дубильных веществ, преобладающих в клетках паренхимной обкладки проводящих пучков, биколлатеральный тип проводящих пучков, наличие толстого слоя кутикулы, особенно хорошо развитой на краях листа и, наконец, образование пробковых утолщений, напоминающих чечевички, развивающиеся на коре стволов других древесных пород.

Пробковые утолщения на листьях эвкалипта, названные чечевичками (lenticulae) были обнаружены у *E. obliqua*, *E. calophylla* (Poulsen, 1875); *E. globulus*, *E. gunnii*, (Bachmann, 1880); *E. siderophloia*, *E. robusta*, *E. hemiphloia*, *E. paniculata*, *E. citriodora*, *E. cosmophylla*, *E. marginata*, *E. globulus* (Linder, 1887); *E. globulus* (Briosi, 1891).

Характер развития этих образований у *E. globulus* и *E. gunnii* был очень кратко описан Мотте (Motte, 1926). Указанные авторы приводят некоторые данные, касающиеся строения пробковых утолщений на листьях эвкалипта, подобных чечевичкам, однако совсем не затрагивают вопроса об их развитии и функциональном значении. Следует отметить, что в отечественной литературе нет сведений о строении листа эвкалипта. Поэтому в нашу задачу входило изучение строения листа эвкалипта, распределения на нем чечевичек, их происхождения, развития, строения и выяснение возможной их функции.

Материал и методика исследования

Как отмечено выше, для исследования были взяты три вида — *Eucalyptus cinerea*, *E. viminalis* и *E. maideni*, из которых первые два широко распространены на Черноморском побережье Кавказа. По систематическому положению они входят в один подрод — *Symphyomyrtus*, в секцию *Maidenaria*, в серию *Viminalis* (Pryor, Johnson, 1971).

Материал для анализов собирался на протяжении всего года. Листья были взяты с побегов текущего года на разных этапах их развития, начиная от листа, находящегоея еще в почке, и кончая морфофизиологически зрелым листом. Листья изучались в живом и фиксированном состояниях. Фиксация осуществлялась в 70-градусном спирте. Приготовление срезов толщиною 15—30 мкм производилось на микротоме и лезвием безопасной бритвы. Для выявления накопления крахмала срезы помещались в иод-иодистый калий; для определения дубнльных веществ использовались хлорное железо и двухромовокислый калий с уксусной кислотой; наличие эфирных масел, кутина и степень опробковения выявлялись суданом III (спиртовый раствор судана с добавлением глицерина по Прозиной, 1960); степень одревеснения клеточных оболочек определялась спиртовым раствором флюороглюцина с последующей обработкой концентрированной соляной кислотой. Окрашенные срезы помещались в каплю химически чистого глицерина, после чего готовились временные препараты. Приготовление постоянных препаратов производилось по обычной цитологической методике. Анатомические рисунки изготовлялись с помощью рисовального аппарата РА-4 системы Аббе.

Результаты исследования

Как известно, листья исследуемых видов эвкалипта на побеге располагаются вертикально, поэтому обе стороны листа освещаются солнцем в одинаковой степени. Эта биологическая особенность обусловливает в большинстве своем анатомическую структуру листа, отличающуюся резко выраженной изопалисадностью и образованием многочисленных устьиц на обеих сторонах его.

Листья различных видов эвкалипта значительно различаются по своим размерам, форме и окраске. У *E. maideni* они наиболее крупные, широко серповидноланцетные, темно-зеленые. Меньшие по размерам узколанцетные серповидноизогнутые светло-зеленые — у *E. viminalis*. Листья *E. cinerea* характеризуются промежуточными признаками: они широколанцетные, серовато-зеленые или сизые, с коротким черешком. Нами впервые были обнаружены чечевички на листьях этих трех видов. В кроне эвкалипта одновременно представлены листья трех типов: молодые, переходные и взрослые. Нами изучались все эти три возрастные формы листьев.

Для более детального изучения заложения и развития чечевичек быле исследоваио анатомическое строение взрослых листьев; установлено, что они имеют много общих черт строения у этих трех видов (рис. 1). Лист эвкалипта, как правило, изолатеральный (изопалисадный), эпидермис однослойный, из крупных (в поперечном сечении) изодиаметрических, толстостенных клеток, верхняя стенка которых значительно утолщена. Размеры клеток верхнего и нижнего эпидермиса почти одинаковые. Очертание стенок клеток эпидермиса в проекции прямолинейное, многоугольное. Сверху они покрыты очень толстым слоем кутикулы, которая особенно толста на краях листа и образует ярко выраженную кайму. Накопление капель эфирного масла в клетках эпидермиса обнаружено только у *E. viminalis*; такие капли изредка встречаются и в клетках мезофилла листа.

Устьица располагаются немного выше клеток эпидермального слоя. Опушение листа почти отсутствует. Мезофилл листа состоит из палисадных клеток, плотно расположенных тремя слоями с обеих сторон листа, средние же слои мезофилла состоят из более коротких клеток, чем клетки этих наружных слоев. В отличие от наружных слоев палисадных клеток, клетки средних слоев мезофилла расположены сравнительно рыхло, они беднее хлоропластами. Некоторые исследователи называют их водоносными клетками (Metcalfe, Chalk, 1950).

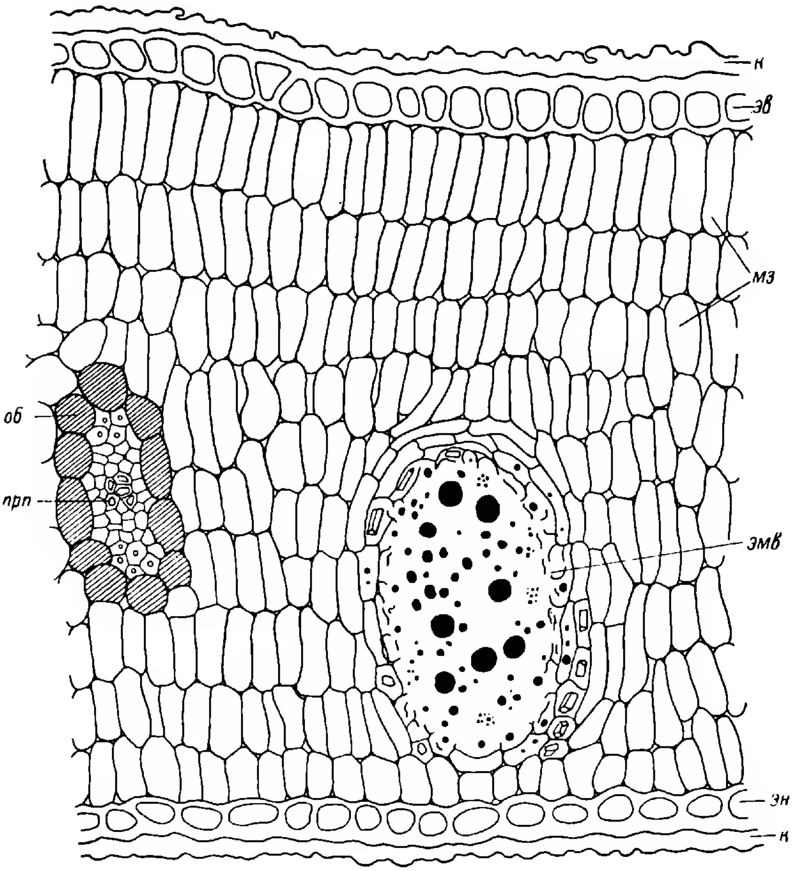


Рис. 1. Поперечный разрез взрослого листа *Eucalyptus cinerea* F. Muell.

к — кутикула; *эв* — эпидермис верхний; *эн* — эпидермис нижний; *мз* — мезофилл; *прп* — проводящий пучок; *об* — обкладка; *эмв* — эфирномасличные вместилища.

В средних слоях мезофилла располагаются биколлатеральные проводящие пучки, у которых участки колленхимы с верхней и нижней сторон пучка подстилают эпидермис. В состав проводящих пучков входят группы толстостенных лубяных волокон. Обкладка проводящих пучков состоит из крупных тонкостенных паренхимных клеток, содержащих большое количество дубильных веществ; кроме того, дубильные вещества находятся еще и в некоторых клетках мезофилла. В толще последнего часто встречаются сферические эфирномасличные вместилища схизолизигенного происхождения, в которых происходит обильное накопление эфирного масла. У *E. cinerea* на 1 см^2 поверхности листа насчитывается до 25, у *E. maideni* — до 15, у *E. viminalis* — до 30 вместилищ.

На обеих сторонах листа образуются чечевички; в среднем на 1 см^2 поверхности пластинки листа их насчитывается у *E. viminalis* — 2, у *E. cinerea* — 1, а у *E. maideni* — 3.

У всех трех видов эвкалипта имеются и значительные видовые различия в строении листа. Толстый мезофилл с рыхло расположенными клетками характерен для *E. maideni*, а у *E. cinerea* и *E. viminalis* мезофилл листа более тонкий, с плотно сомкнутыми клетками. Длина палисадных клеток у *E. cinerea* равна в среднем 30, а ширина — 14 мкм, а у *E. viminalis* соответственно 40 и 12 мкм, тогда как у *E. maideni* длина их 45, а ширина 14 мкм. Количество устьиц на 1 см^2 у *E. cinerea* 130, у *E. viminalis* — 82 и у *E. maideni* — 65, у последнего вида устьица по своим размерам самые крупные.

На основании изучения анатомической структуры листа у трех видов эвкалипта мы пришли к следующему заключению: образование чечевичек на листьях эвкалипта тесно связано с резко выраженной ксероморфной структурой листа. Основные признаки ксероморфной структуры листа эвкалипта — резко выраженная изопалисадность клеток мезофилла, длина которых в 2—3 раза превышает ширину, а также плотное их расположение; толстостенный крупноклетный эпидермис; наличие многочисленных устьиц с обеих сторон листа; образование большого количества дубильных веществ, преимущественно в клетках паренхимной обкладки проводящего пучка; наличие крупных сферических эфирномасличных вместилищ с большим количеством эфирных масел и др.

Наряду с ксероморфными признаками имеются и мезоморфные признаки, в частности крупноклетность, рыхлое расположение клеток, особенно средних слоев мезофилла, наличие крупных устьиц, образование чечевичек. Так, например, *E. maideni* по своим структурным особенностям отличается от *E. cinerea* и *E. viminalis* рыхлой структурой мезофилла, крупными устьицами и крупными сферическими эфирномасличными вместилищами, образованием в большем количестве более крупных чечевичек, что позволяет считать его скорее мезоксерофитом, в то время как остальные два вида являются резко выраженными ксерофитами. Наличие ксероморфных признаков говорит о более высокой морозоустойчивости видов (Болховских, 1955; Пачулия, 1957).

Одной из наиболее важных биологических особенностей эвкалипта, имеющей в то же время и важное практическое значение, является большая быстрота роста, на которую сильное влияние оказывает режим влажности почвы, ее плодородие, а также высокая летняя температура и другие факторы (Пилипенко, 1963). Кроме того, деревья эвкалипта отличаются огромной транспирационной способностью. По данным А. В. Благовещенского и Т. П Бограчевой (1955), интенсивность транспирации у эвкалипта в среднем равна 320 г/час на 1 кг сырого веса, следовательно, одно взрослое 20—30-летнее дерево при общем весе листьев 300—400 кг испаряет за 10 часов до 1000 кг воды.

Большая быстрота роста, отсутствие периода естественного покоя, высокая степень транспирации эвкалиптов до некоторой степени изучены, однако причины, вызывающие эти физиологические особенности, требуют более углубленных и всесторонних исследований. По всей вероятности, в осуществлении некоторых физиологических процессов у эвкалиптов играют роль и чечевички. Формирование чечевичек начинается на молодых листьях, находящихся еще в почке; в процессе развития листа заложение новых чечевичек продолжается, поэтому к моменту полной его зрелости их оказывается очень много.

Начало образования чечевички характеризуется локальным активным делением палисадных клеток, расположенных непосредственно под эпидермисом без какой-либо связи с устьицами. Несколько клеток эпидермиса над этими клетками также начинают делиться поперечными и продольными перегородками, в это же время под ними 3 клетки палисадной паренхимы теряют хлорофилл и начинают делиться косыми и поперечными перегородками (рис. 2, *А*). В результате деления образуется меристематический очаг, периферические клетки которого начинают функционировать как феллоген (рис. 2, *Б*). При дальнейшем развитии, в результате деятельности феллогена, возникает несколько радиально расположенных слоев клеток вокруг ткани, выполняющей чечевичку (рис. 2, *Б*). Эти клетки бесцветные, тонкостенные, целлюлозные и очень рано начинают терять свое содержимое. Клетки, производные феллогена, вскоре опробковевают, а клетки эпидермиса, расположенные над ними,

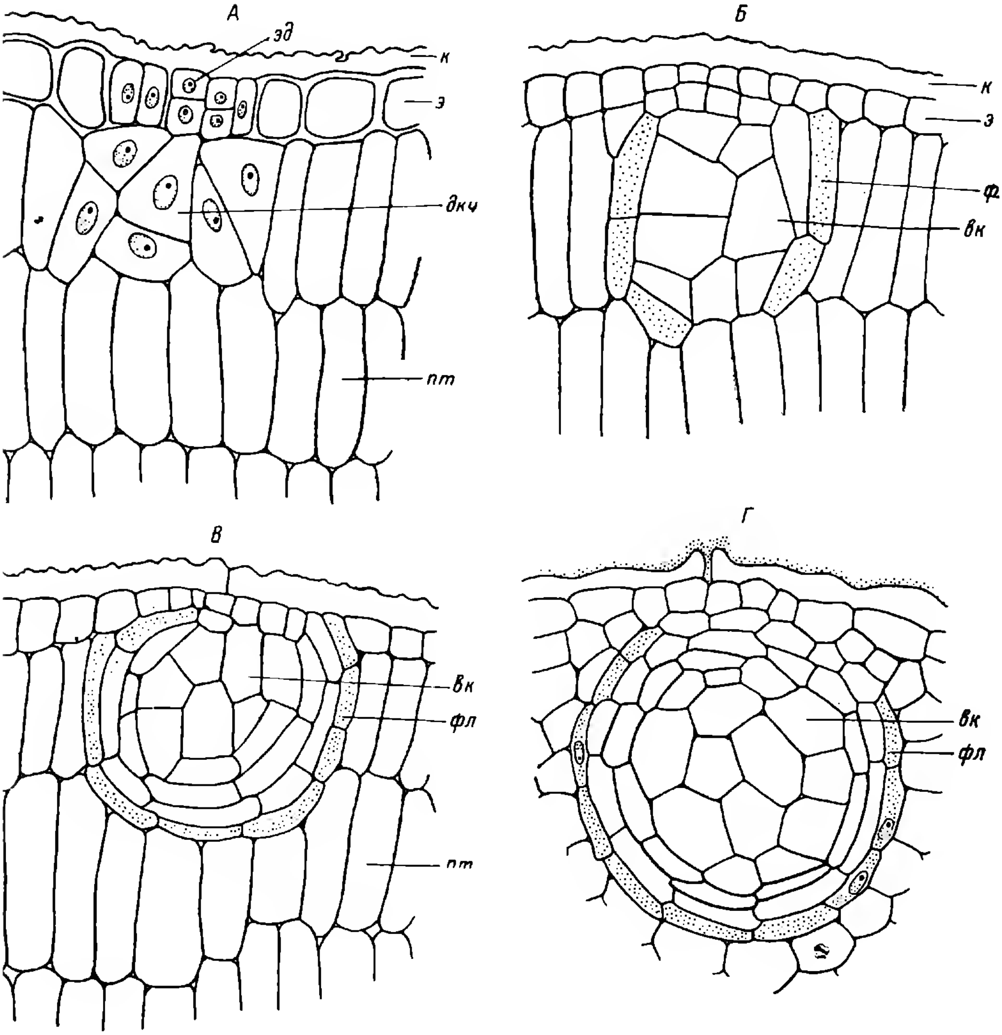


Рис. 2. Участки поперечных разрезов молодых листьев и чечевички на разных стадиях развития у *Eucalyptus maideni*.

А — начало заложения чечевички; *Б* — образование феллогена; *В* — отчленение феллогеном радиально располагающихся клеток; *Г* — начало опробковения клеток производных феллогена; *к* — кутикула; *э* — эпидермис; *эд* — делящиеся клетки эпидермиса; *дкч* — делящиеся клетки чечевички; *пт* — палисадная ткань; *фл* — феллоген; *вк* — выполняющие клетки чечевички.

кутинизируются и одревесневают. В кутикуле над одревесневшими клетками эпидермиса образуется отверстие, через которое легко проникает воздух (рис. 2, *Г*).

Клетки, образовавшиеся в результате первых делений палисадных клеток, а также чечевички, формируемые феллогеном, составляют в своей совокупности выполняющие клетки. С разрастанием выполняющей ткани она прорывает эпидермис и выступает наружу. Поверхностные клетки этой ткани, соприкасающиеся с воздухом, отмирают и слелушиваются, заменяются новыми клетками, образованными феллогеном (рис. 3).

В процессе развития листа деятельность феллогена чечевички все время продолжается. Он откладывает радиальными рядами в сторону центра чечевички быстро опробковевающие клетки. Деятельность феллогена чечевички листа эвкалипта односторонняя, чем он и отличается от чечевичек стебля покрытосемянных.

Чечевичка листа эвкалипта по характеру своего заложения, развития и строения отличается от чечевички стебля, но, весьма возможно, функции, выполняемые ими, сходны. Наличие межклетников в ткани стеблевых чечевичек и их связь с межклетниками внутренних частей стебля послужили основой для представления о том, что чечевичка, так же как и устьице, служит для газообмена листа.

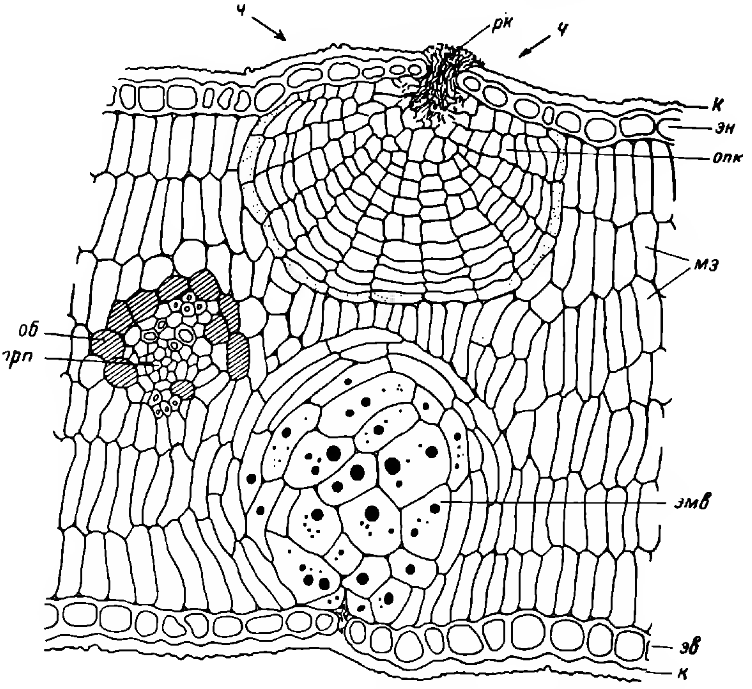


Рис. 3. Поперечный разрез молодого листа *Eucalyptus maideni*; чечевичка в стадии формирования.

ч — чечевичка; *рк* — разрушенные клетки чечевички; *опк* — опробковевшие клетки; *эв* — эпидермис верхний; *эн* — эпидермис нижний; *мз* — мезофилл; *эмв* — эфирномасличные вместилища; *к* — кутикула; *об* — обкладка; *прп* — проводящий пучок.

Своеобразное строение чечевички листа эвкалипта, характер ее развития на листе дают возможность высказать более определенное представление о ее функции, она, очевидно, представляет собой не только аппарат для газообмена, но и капиллярную систему, подсасывающую растворы из средних слоев мезофилла листа, из водоносных клеток и регулирующую, таким образом, водный обмен растения в качестве «резервуара» с постоянным уровнем. Подобное представление было выдвинуто еще Гебелем (Goebel, 1933) и Суэжем (Soueges, 1934) относительно гипостазы ряда семейств покрытосемянных (цит. по: Савченко, 1973). Гипостаза семяпочки, так же как и чечевичка, состоит из опробковевших клеток, расположенных у некоторых растений радиально или группами. Сходством их строения определяется, по-видимому, и сходство их функций.

Выводы

1. Лист эвкалипта имеет ксероморфную структуру: изопалисадность, мелкоклетность, плотно сомкнутые клетки, биколлатеральные проводящие пучки, толстый слой кутикулы, дубильные вещества в паренхимных

тканях, сферические эфирномасличные вместилища схизолизигенного происхождения, многочисленные мелкие устьица и своеобразные пробковые утолщения (чечевички) на обеих сторонах листа.

2. Чечевички закладываются субэпидермально в палисадной ткани без связи с устьицами. Начало образования чечевички характеризуется локальным интенсивным делением клеток мезофилла и образованием феллогеноподобного слоя клеток, располагающегося вокруг выполняющих чечевичку клеток в виде полукольца. В результате деятельности феллогена образуются радиальные по отношению к центру чечевички ряды опробковевших клеток, происходит постепенное слелушивание наружу поверхностных отмирающих клеток.

3. Активная деятельность феллогена в сторону центра чечевички вызывает сильное ее разрастание; в процессе созревания листа чечевичка начинает вдаваться в средние слои мезофилла, клетки которых у эвкалипта выполняют функцию водоносных клеток.

4. Своеобразное строение чечевичек, характер развития и местоположение их в мезофилле листа дают основание предположить, что они являются дополнительным аппаратом, выполняющим функцию газообмена и обеспечивающим исключительно высокую транспирацию. Усиленный газо- и водообмен, повышающий интенсивность метаболизма, обусловливает быстрый рост и усиленную транспирацию эвкалиптов.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В., Т. Н. Богрaчева. (1955). К изучению водного режима эвкалиптов. Физиол. раст., 2, 3. — Болховских З. В. (1955). Анатомо-морфологическое исследование некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 10. — Пачулия К. Ф. (1957). Анатомическое строение листьев и побегов некоторых померанцевых в связи с их морозоустойчивостью. Сообщ. АН Груз. ССР, 19, 4. — Пилипенко Ф. С. (1950). Биологические основы осеверения эвкалиптов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 5. — Пилипенко Ф. С. (1951). Биология цветения эвкалиптов. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 2. — Пилипенко Ф. С. (1960). Миртовые — *Myrtaceae* (эвкалипт). Деревья и кустарники СССР, 5. — Пилипенко Ф. С. (1962). Происхождение и эволюция рода эвкалипт. Бот. ж., 47, 2. — Пилипенко Ф. С. (1963). Эвкалипты в СССР. Автореф. дисс. — Пилипенко Ф. С. (1970). Биологические особенности эвкалипта. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 10. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосемянных растений. — Bachmann G. (1880). Über Korkwücherungen auf Blättern. Jahrb. Wiss. Bot., II : 208. — Beker R. T., H. G. Smith. (1920). A research on the *Eucalyptus* especially in regurd to their resential oils. Ed. 2. — Briosi C. (1891). Intorno alla anatomia delle foglie dell *Eucalyptus globulus* Labill. — Devaux H. (1900). Recherches sur les lenticells. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 8, 12. — Linder T. R. (1887). Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacees, des Melastomacees et des *Myrtaceae*. These de doctorat. Paris. — Metcalfe C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotiledons. — Motte J. (1926). Sur les nodules subereux des *Eucalyptus globulus*. Bull. Soc. Bot. France. — Poulsen R. (1875). Om kirda melse paa Blade. — Pryor L. D., L. A. S. Johnson. (1971). A classification of the *Eucalyptus*. — Turnbull R. F. (1950). The taxonomy, harvesting, processing and utilisation of *Eucalyptus* in Australia. Econom. bot., IV. — Wutz A. (1955). Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderugen der Lenticellen. Bot. Studien, 4.

Ботанический сад
Академии наук ГрузССР,
Сухуми.

Получено 10 IX 1973

УДК 581.84 : 581.45 : 582.579.2

Т. Г. Тамберг

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *GLADIOLUS* L.

T. G. TAMBERG. ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF IN SOME SPECIES OF *GLADIOLUS* L.

Листья семи исследованных видов гладиолуса различны по форме и размерам листовой пластинки и крупных жилок, количеству и расположению проводящих пучков. Для всех видов характерно наличие одной крупной и нескольких (4—6, а у *G.*× *nanus* hort. до 14) более мелких жилок, выступающих над поверхностью пластинки листа. Особенно резко выделяется крупная жилка у *G.*×*colvillei* hort., наименьшее отношение толщины жилки к толщине пластинки листа у *G.*×*hybridus* hort.

Жилки листа гладиолусов на поперечном разрезе имеют овальную форму. Исключением является *G.*×*colvillei* hort., у которого жилки листа в поперечном сечении прямоугольные с прямой или вогнутой поверхностью, сходные с жилками листа *G. tristis* L., от которого он произошел. Листья *G. tristis* L. как бы четырехгранные, с резко выступающими ребрами, крестообразные на поперечном срезе, отличают этот вид от других испытанных нами видов гладиолуса. Имеется сходство в анатомическом строении листа сорта Спанки и *G. primulinus* Baker, который является предком гибридного вида первоцветных гладиолусов *G.*× *primulinus* hort., к которому и следует относить этот сорт. В строении листа *G.*×*nanus* hort. не отразилась своеобразная форма жилок *G.*×*colvillei* hort., от которого он произошел, так же, как и четырехгранная форма листа *G. tristis* L. не унаследовалась *G.*×*colvillei* hort.

Упругость пластинки листа гладиолуса обеспечивается большим количеством проводящих пучков, расположенных друг против друга на обеих поверхностях листа и образующих перемычки.

Анатомия гладиолуса слабо освещена в литературе. В отдельных статьях отечественных и зарубежных исследователей имеются некоторые данные по анатомии котрактильного корня гладиолуса (Pfeiffer, 1931), по изменениям в анатомии стебля под влиянием различной интенсивности освещения (Wassink, 1962), по влиянию различных доз гамма-облучения на анатомическое строение листьев культурного гладиолуса (Узенбаев, Мухитдинова, 1969). Однако в них отсутствует сравнительная характеристика анатомии вегетативных органов различных сортов и видов гладиолуса.

Материал и методика

Работа проведена во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова в 1970—1972 гг. В качестве объектов исследования были взяты сорт Лайф Эриксон гладиолуса гибридного садового *Gladiolus*×*hybridus* hort., сорт Спанки гладиолуса первоцветного садового *G.*×*primulinus* hort., сорт Пич Блоссом гладиолуса карликового *G.*×*nanus* hort. и растения гибридного гладиолуса Кольвилля *G.*×*colvillei* hort. f. *albus*, гладиолуса печального *G. tristis* L. гладиолуса первоцветного *G. primulinus* Baker и гладиолуса иллирийского *G. illyricus* Koch.

Как известно из литературных данных (Beal, 1916; Fairchild, 1953; Basteleus, 1957, и др.), при создании садовых гладиолусов использовались многие виды из Африки, в том числе и исследованные нами. Так, генетически родственными оказываются гладиолус печальный, гладиолус Кольвилля и гладиолус карликовый. Одним из предков садового гладиолуса был *G. cardinalis* Curt., который также участвовал в создании гладиолуса Кольвилля. Поэтому сравнение анатомического строения листа этих видов и гибридных форм представляет определенный интерес и явилось целью настоящей работы.

Препараты готовились по общепринятой анатомической методике; рисунки выполнены студенткой ЛГУ Е. П. Каревой, которой я выражаю свою благодарность.

Результаты и обсуждение

Листья гладиолуса имеют изолатеральное строение. В нижней части, у основания, на разрезе листья выглядят как серия взаимоохватывающих незамкнутых концентрических кругов. Они как бы сложены пополам и охватывают стебель, средняя жилка выступает в центре. Выше влагалище уменьшается, а пластинка листа увеличивается за счет разрастания ткани, начиная от средней жилки.

Анатомия листа гибридного садового гладиолуса рассмотрена на примере крупноцветкового сорта Лайф Эриксон (Leif Erikson 1948, Голландия).

Эпидермис листа состоит из сравнительно мелких клеток с извилистыми стенками, с наружной стороны он покрыт восковым налетом и имеет кутикулярные выросты (рис. 1). Ассимиляционная ткань листа многослойная, состоит из удлиненных клеток, ориентированных параллельно поверхности листа. Мезофилл сложен из плотно прилегающих друг к другу клеток, лишь под крупными жилками в центре листа клетки более крупные, многоугольные, типичные для паренхимной ткани; иногда здесь может образоваться небольшая полость.

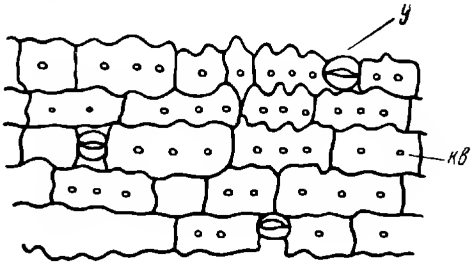


Рис. 1. Эпидермис листа *Gladiolus*× *hybridus* hort., сорт Лайф Эриксон (×90).

у — устьице; *кв* — кутикулярные выросты.

Устьица имеются на обеих сторонах листа, они несколько заглублены, что говорит о ксероморфном характере листа гладиолуса; вместе с тем большое количество межклетников и тонкие стенки эпидермиса у культурных форм свидетельствуют о хорошем водном режиме растений.

По расположению сосудисто-волокнистых пучков листья гладиолуса сходны с листьями других однодольных — ириса, эремуруса (Светозарова, 1955). Пучки находятся с обеих сторон листа и обращены к эпидермису склеренхимной частью, аа которой следует флоэма, а затем ксилема. По своему строению это замкнутые коллатеральные пучки с большим количеством механических клеток (рис. 2).

Наиболее крупная жилка образуется двумя сосудисто-волокнистыми пучками, расположенными друг против друга и выступающих над поверхностью листа. У сорта Лайф Эриксон отношение толщины жилки к толщине пластинки равно 2.8 (см. таблицу).

Анатомическая характеристика листьев некоторых сортов и видов гладиолуса *Gladiolus* L., 1970 г.[1]

Вид	Ширина пластинки, мм	Толщина пластинки, мм	Количество крупных жилок	Величина, мм		Отношение толщины главной жилки к толщине пластинки
				главной жилки	проводящего пучка	
G. × *hyrbridus* hort. cv. Лайф Эриксон	40—50	0.5—0.6	5—7	1.7	0.6	2.8
G. × *primulinus* hort. cv. Спанки	20—30	0.3—0.4	3—4	1.8	0.5	4.5
G. × *nanus* hort. cv. Пич Блоссом	20—22	0.3	15	1.2	0.4	4.0
G. × *colvillei* f. *albus*	13—15	0.2	3	1.9	0.4	9.5
G. primulinus	20—30	0.3	3—5	1.1	0.3	3.6
G. illyricus	18—20	0.3	5—7	1.2	0.4	4.0
G. tristis	3—5	3—5	4	—	0.3	—

---

[1] Средние из 10 измерений.

Сосудисто-волокнистый пучок листа гладиолуса имеет многослойную обкладку из склеренхимных клеток. Флоэма состоит из ситовидных трубок и клеток-спутников. Ксилема, близко примыкая к флоэме, состоит из спиральных и пористых сосудов, окруженных крупными тонкостенными клетками паренхимы. Сосудисто-проводящий пучок листа гладиолуса ограничен двух-трехслойной механической тканью.

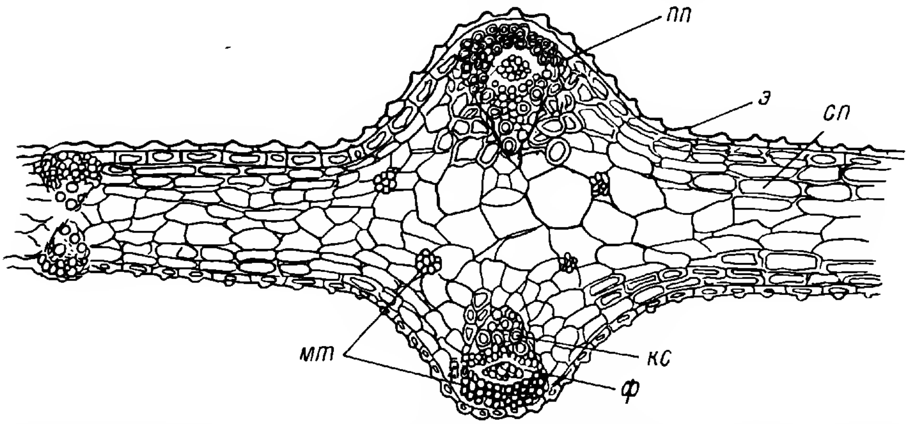


Рис. 2. Срез через крупную центральную жилку листа *Gladiolus*× *hybridus* hort. (×56).

пп — проводящий пучок; *э* — эпидермис с кутикулярными выростами; *сп* — столбчатая паренхима; *мт* — механическая ткань; *кс* — ксилема; *ф* — флоэма.

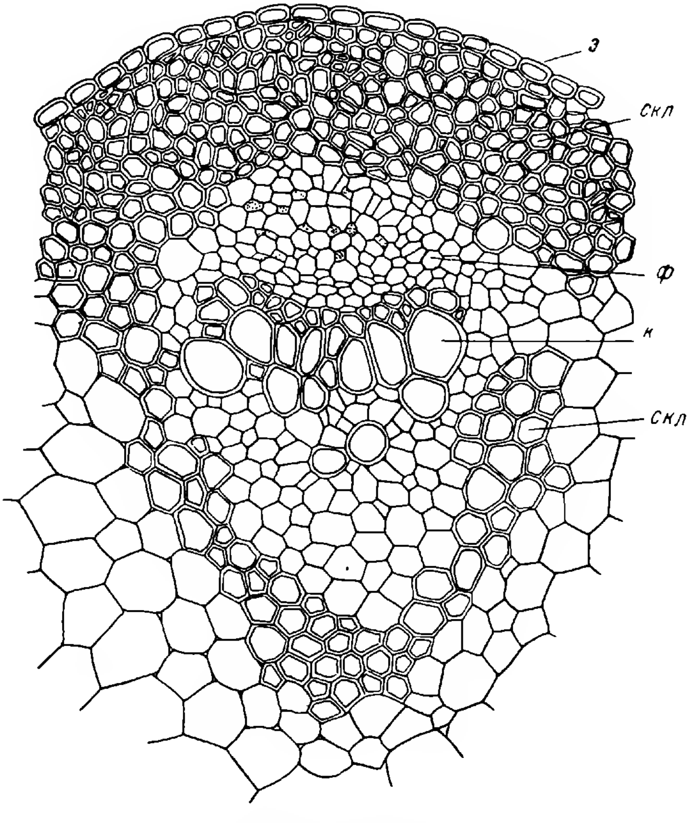


Рис. 3. Проводящий пучок листа *Gladiolus*× *primulinus* hort., сорт Спанки (×90).

э — эпидермис; *скл* — склеренхимные клетки; *ф* — флоэма; *к* — ксилема.

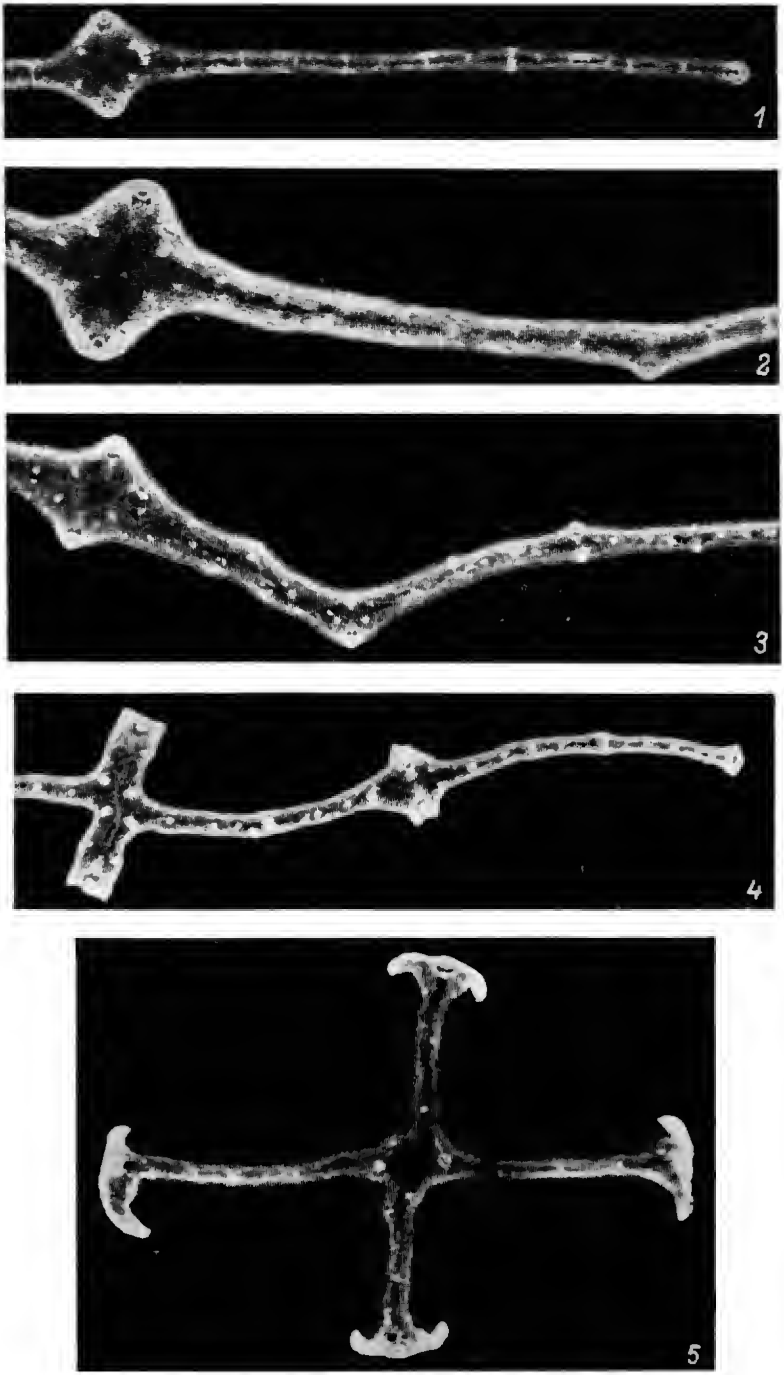


Рис. 4. Поперечные срезы листьев.

1 — *Gladiolus primulinus* Baker; *2* — *Gladiolus*×*primulinus* hort., сорт Спанки; *3* — *Gladiolus*×*nanus* hort., сорт Пич Блоссом; *4* — *Gladiolus*×*colvillei* hort. f. *albus* (×16); *5* — *Gladiolus tristis* L. (×24).

Анатомическое строение листа сорта Спанки (Spunki, выведен в 1951 г., США) отличается от сорта Лайф Эриксон меньшей шириной и толщиной пластинки, более мелкими клетками эпидермиса и паренхимы, бо́льшим развитием механической ткани в проводящих пучках (рис. 3) и имеет больше сходства с листом гладиолуса первоцветного *G. primulinus*. Пластинка листа у сорта Спанки и *G. primulinus* сравнительно гладкая, с небольшим числом (3—5) выступающих жилок (рис. 4, *1* и 4, *2*). Большинство проводящих пучков погружены в паренхиму листа. Только средняя, самая крупная, жилка резко выступает над поверхностью: отношение ее толщины к толщине пластинки листа примерно одинаково у обоих видов и равно соответственно 3.6—4.5 (см. таблицу).

Сходство анатомического строения листа позволяет отнести сорт Спанки к гибридным примулинусам *G.*×*primulinus* hort., что также подтверждается формой цветка этого сорта. Несколько иной характер имеют листья гладиолуса карликового *G.*×*nanus* hort. cv. Пич Блоссом и гладиолуса Кольвилля *G.* ×*colvillei* hort. У листьев гладиолуса карликового много крупных жилок, выступающих над поверхностью листа, при этом пучки, находящиеся друг против друга, часто образуют перемычки, что делает лист более жестким, упругим (рис. 4, *3*). Край листовой пластинки заканчивается крупным сосудисто-волокнистым пучком, имеющим большое количество механических клеток. Эпидермис состоит из удлиненных клеток с почти гладкими или слегка волнистыми стенками в отличие от эпидермиса гибридного гладиолуса, состоящего из клеток с сильно извилистыми стенками. Поверхность листа гладиолуса карликового покрыта кутикулярным слоем с мелкими бугорками восковых отложений.

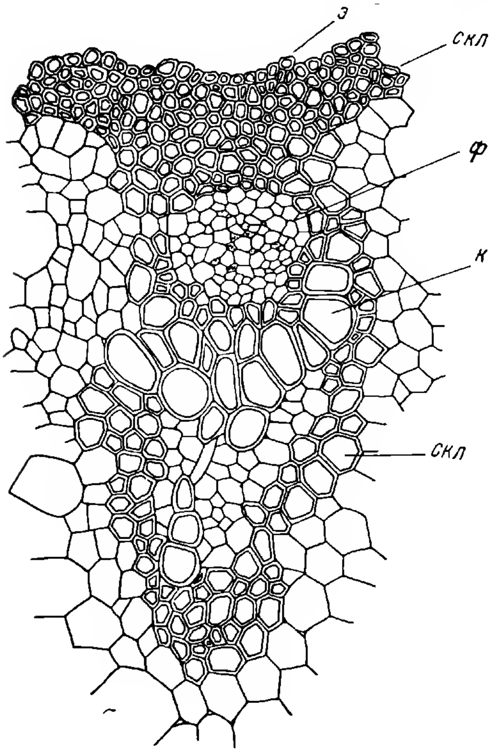


Рис. 5. Проводящий пучок листа *Gladiolus*×*colvillei* hort. f. *albus* (×90).

э — эпидермис; *скл* — склеренхимные клетки; *ф* — флоэма; *к* — ксилема.

Еще большие отличия от рассмотренных выше имеют листья *G.*×*colvillei* hort. Пластинка листа у растений этого вида узкая и тонкая, крупных жилок мало, но они резко выступают над поверхностью пластинки листа: отношение толщины средней жилки к толщине пластинки листа равно 9.5, т. е. в 2—3 раза больше, чем у *G.*×*hybridus* hort. и других исследованных видов. Форма жилки на разрезе прямоугольная с прямой или вогнутой поверхностью (рис. 4, *4*), тогда как у других видов она овальная.

Проводящий пучок крупной жилки имеет клинообразную форму с большим количеством механических клеток и многослойной склеренхимной обкладкой (рис. 5). Многочисленные проводящие пучки погружены в ткань листа и образуют перемычки, что обеспечивает большую упругость листа *G.*×*colvillei*.

Листья *G. tristis* резко отличаются от листьев других видов тем, что они узкие игольчатые, а не мечевидные как у большинства видов гладиолуса, жилки сильно выдаются и образуют боковые ребра листа, на поперечном разрезе он имеет крестообразную форму (рис. 4, 5). Проводящий пучок несет мощную склеренхимную обкладку. В центре листа образуется полость.

Своеобразное строение листа этого вида говорит о значительной отдаленности от других видов, однако его способность скрещиваться с культурными формами и другими видами гладиолуса не дает права выделить этот вид из рода *Gladiolus*.

Анатомическое строение листа *G. illyricus* мало отличается от такового *G.×hybridus* hort., *G.×primulinus* hort. и *G. primulinus* Baker. Пластинка листа довольно тонкая, 0.3 мм, с четырьмя-шестью слабо выделяющимися и одной крупной жилками. Проводящие пучки, расположенные на противоположных сторонах листа, сливаются друг с другом, образуя анастомозы. Все сосудисто-волокнистые пучки богато снабжены механическими клетками. Особых анатомических и морфологических отличий лист этого вида не имеет.

ЛИТЕРАТУРА

Светозарова В. В. (1955). Некоторые данные об анатомическом строении листьев эремурусов. Бюлл. ГБС АН СССР, 20. — Узенбаев Е. Х., З. Р. Мухитдинова. (1969). Изменение анатомического строения листьев гладиолуса сорта Хан-Тенгри под влиянием гамма-облучения. Тр. бот. садов АН КазССР, 11 : 31—35. — Basteleus R. (1957). Histoire de l'evolution des Glaieuls à grandes fleurs. Ann. Soc. Nat. d'Horticul. France, 10. — Beal C. A. (1916). *Gladiolus*. Studies-Botany, hystory and evolution of the *Gladiolus*. Cornell extens. Bull., 9. — Fairchild L. M. (1953). The complete book of the *Gladiolus*. — Pfeiffer N. E. (1931). A morphological study of *Gladiolus*. Contrib. Boyce Thompson Inst., 3 : 173—195. — Wassink E. C. (1962). On some quantitative relationships between anatomy and light induced formative differences in *Gladiolus* stems. Mededelingen Landbouwhoogeschool Wageningen-Nederland, 63 (16).

Всесоюзный
Институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 5 V 1974.

УДК 582.632.1 (471.341)

А. Д. Смирнова, Е. В. Лукина

BETULA NANA L. В ГОРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. SMIRNOVA, E. V. LUKINA. *BETULA NANA* L. IN THE GORKI DISTRICT

При решении вопросов, касающихся истории флоры и растительности любого района, большое значение имеет ботанико-географический метод. Поэтому представляет интерес факт нахождения карликовой березки *Betula nana* L. в Горьковской области.

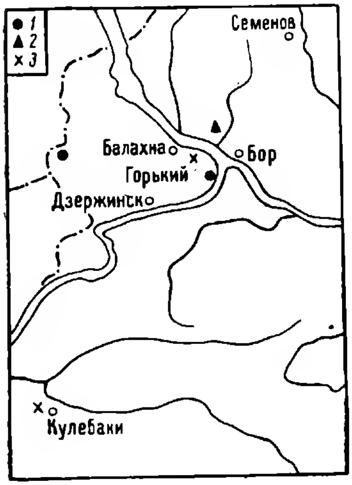
Впервые *B. nana* в бывш. Нижегородской губернии была обнаружена участниками докучаевской почвенной экспедиции в начале 80-х годов прошлого века в окр. с. Кантаурово Семеновского уезда (Борский район Горьковской области). Гербарный экземплир этих сборов был получен Нижегородским естественноисторическим музеем из Петербурга с критическим определением вида, сделанным Б. А. Федченко в 1904 г., и хранится в настоящее время в гербарии Горьковского университета. Позднее в этих местах данный вид никто не находил. А. И. Порхунов и Н. А. Покровский (1926) считают, что причиной исчезновения *B. nana* в районе с. Кантаурово явились грандиозные пожары, прошедшие здесь в 90-х годах.

B. nana была также собрана в конце прошлого века Орловым (гербарный экземпляр хранится в гербарии В. Я. Цингера в МГУ) и в 1928 г. — участниками Нижегородской геоботанической экспедиции (Алехин, 1929) на переходном болоте по берегам озера Быково на севере губернии, в Ветлужском уезде (теперь эта территория находится в пределах административных границ Костромской области).

Летом 1972 г. при изучении флоры и растительности Дзержинского района Горьковской области нами были обнаружены заросли карликовой березки на торфяном болоте Утрех. Впервые *B. nana* в данной болотистой местности была найдена А. Ф. Флеровым. В своем кратком сообщении об этой находке он пишет: «За озером Утрех к востоку в „Чистом болоте“ на границе с Балахнинским уездом Нижегородской губернии было обнаружено тундровое растение березовый стланец *Betula nana*» (Флеров, 1907 : 151).

Таким образом, болото Утрех и прилегающие к нему с востока торфяные территории и надо считать единственным известным в настоящее время местом произрастания *B. nana* в Горьковской области. (см. рисунок).

Болото Утрех, площадью 3338 га, находится в 40 км к северо-западу от г. Дзержинска, на второй надпойменной террасе р. Клязьмы, в междуречье р. Лух — левого притока Клязьмы, и р. Санх — левого притока Оки. В северной части болота расположено оз. Утрех. На северо-востоке болото соединяется с торфяным месторождением Чистое, которое в настоящее время разрабатывается фрезерным способом.



Распространение в Горьковской области *Betula nana* и ее помесных форм.

1 — современное местонахождение *B. nana*; *2* — местонахождение *B. nana*, установленное в XIX в., где позднее этот вид не был найден; *3* — местонахождения помесных форм *Betula humilis* × *B. nana*.

Болото Утрех с 1949 по 1960 г. разрабатывалось гидравлическим способом. Большая часть его площадей выработана и в настоящее время занята карьерами, заполненными водой, однако сохранились и не затронутые торфоразработкой территории. В результате эксплуатации болота, на участках между карьерами изменились водно-воздушный режим почв, условия минерального питания растений и произошло осушение поверхностного слоя торфяной почвы. Это существенно отразилось на характере растительного покрова. На болоте появилась и сильно разрослась *Betula pendula* Roth. На больших площадях исчезли сфагновые мхи и сменились покровом из *Polytrichum strictum* Sm. В сосново-кустарничковых сообществах сфагновые синузии в 1972 г. имели покрытие не более 25%. Обилен покров из древесного опада и много пятен голого торфа.

По нашим исследованиям 1972 года *B. nana* была широко распространена на болоте Утрех во всей его центральной части к юго-востоку от оз. Утрех, в полосе до 1 км шириной и 5—6 км длиной. *B. nana* встречалась то как ярус в березняках — на голом торфе или с мертвым покровом, то в виде чистых сообществ, а также по окраинам торфяных карьеров. Разрастанию ее, видимо, способствовали небольшие пожары, прошедшие 7 лет назад.

На обследованном нами открытом участке площадью 9—10 га в 1972 г. 50% территории было занято густыми, трудно проходимыми зарослями *B. nana*. Они были представлены куртинами высотой 70—90 см, размером от 6 до 1000 м^2, с проективным покрытием до 70—80%. По периферии куртин березка принимала иногда форму стланика. Характерна также синузия из *P. strictum* с покрытием до 25%.

В указнном массиве куртины *B. nana* чередовались с политриховыми и травяно-политриховыми сообществами, среди которых преобладали группировки с господством *P. strictum* с пятнами усыхающей *Eriophorum vaginatum* L. и группировки *Carex lasiocarpa* Ehrh. с *P. strictum*.

Усиленное разрастание *B. nana*, видимо, связано с осушением поверхностных горизонтов почвы вследствие добычи торфа в карьерах. Такое предположение согласуется с наблюдениями И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946), отметившей, что *B. nana* достигает наилучшего развития на болотах лесной зоны при наличии некоторого дренажа.

В конце лета 1972 г. на болоте Утрех вновь прошел пожар; в связи с этим в июле 1973 г. нами были проведены повторные наблюдения на местах произрастания карликовой березки. Пожар уничтожил основные площади зарослей *B. nana*. Она сохранилась лишь по окраинам указанного выше участка как на открытых местах, так и под пологом молодого березового леса, а также вокруг карьеров, заполненных водой; березка образует куртины по 100—600 м^2. На местах выгоревшей *B. nana* появились заросли *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop., изредка встречались *E. vaginatum*, *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Betula pubescens* Ehrh. и некоторые другие растения.

По своему географическому распространению *B. nana* относится к гипоарктическим элементам флоры в широком понимании (Толмачев, 1932, 1938; Юрцев, 1966) и к гипоаркто-монтанным континентальным в узком смысле (Миняев, 1965, 1969; Meusel и др., 1965).

По типу ареала, согласно Н. А. Миняеву (1969), *B. nana* принадлежит к группе гипоаркто-монтанных видов, распространенных в пределах Арктики и северной половины таежной зоны по всей Евразии со значительными дизъюнкциями в континентальной части Сибири, иногда замещающихся на Д. Востоке викарными видами. *B. nana* (включая *Betula tundrarum* Perf.) — в основном евронейский вид, частично заходящий в восточную часть Северной Америки. Он имеет хорошо выраженные дальневосточные связи, в частности, проявляющиеся в наличии такого викарного вида, как *Betula exilis* Sukacz., что сближает его с представителями группы гипоаркто-монтанных циркумполирных видов (Meusel и др., 1965; Миняев, 1969).

На территории Горьковской области *B. nana* может быть реликтом конца последнего межледниковья или, всего вероятнее, как считает Д. С. Аверкиев (1954), ледниковым реликтом валдайского оледенения, не доходившего до границ нашей области.

В начале голоцена, вплоть до субарктического времени (древний голоцен, фаза «нижней ели»), условия холодного и прохладного климата, надо полагать, также обеспечивали возможность произрастании *B. nana* на равнинах Заволжья и Заочья. Однако в дальнейшем наступление сухого и теплого климата в бореальный период (ранний голоцен, фаза сосново-березовых лесов) вызвало резкое изменение растительности в восточноевропейской части нашей страны и глубокое перемещение к северу зоны темнохвойной еловой тайги (Нейштадт, 1957). По-видимому, в бореальное время, в силу сложившихся крайне неблагоприятных условий для произрастания *B. nana* на минеральном грунте, и произошел ее переход на торфяные субстраты.

В недалеком прошлом карликовая березка, очевидно, была более широко распространена в Горьковской области. Доказательством этого являются находки помесных форм — *Betula humilis* Schr. × *B. nana* на торфяных болотах как нашей области (у г. Кулебаки Кулебакского района и пос. Копосово — ныне территория г. Горького), так и соседней с ней Костромской области (близ дер. Погорелки бывш. Ветлужского уезда). Сборы всех указанных помесных форм хранятся в гербарии Горьковского университета.

Нахождение обширных зарослей *B. nana* на западо центральной части Горьковской области имеет большое значение для понимания истории формирования флоры и растительности не только Горьковской области, но и всей Европейской части Советского Союза. Рассматриваемое местонахождение — это один из самых южных пунктов изолированных мест произрастания *B. nana* на территории Европейской части страны.

Необходимо сохранить естественные заросли карликовой березки в Горьковской области. С нашей точки зрения, ее охрану можно обеспечить путем запрещения дальнейших разработок торфяного болота Утрех и усилением противопожарных мероприятий в данном лесном массиве. Намечающееся возобновление эксплуатации болота Утрех на этот раз путем сплошного осушения и фрезерной добычи торфа безусловно приведет к полному уничтожению здесь *B. nana*. Болото Утрех, кроме того, имеет водоохранное значение, так как здесь берут начало реки Утрех и Варех, воды которых питают р. Лух — приток р. Клязьмы.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкиев Д. С. (1954). История развития растительного покрова Горьковской области и ее ботанико-географическое деление. Уч. зап. Горьковск. гос. унив., XXV. — Алехин В. В. (1929). По лесам от верхнего Поветлужья до р. Волги. (Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 г.). Производит. силы Нижегородск. губ., 13. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1946). О происхождении бореальных болот Евразии. Матер. по истор. флоры и растит. СССР, II. — Миняев Н. А. (1965). Арктические и аркто-альпийские элементы во флоре северо-запада Европейской части СССР. В сб.: Ареалы растений флоры СССР. — Миняев Н. А. (1969). Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада Европейской части СССР. В сб.: Ареалы растений флоры СССР. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоценс. — Порхунов А. И., Н. А. Покровский. (1926). К вопросу об охране памятников природы Нижегородской губернии. Производит. силы Нижегородск. губ., III. Тр. Второй губ. конф. по изуч. производит. сил Нижегородск. губ. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра, 1. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1938). О характере арктоальпийских и некоторых локально связанных с ними элементов флоры в районе рек Пинеги и Сотки. В сб.: Матер. по истор. развития флор европ. севера СССР. — Торфяной фонд РСФСР, Горьковская область. (1961). — Флеров А. Ф. (1907). Предварительный отчет о ботанико-географической командировке в 1907 году. Изв. Имп. С.-Петерб. бот. сада, VII, 4. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, XIX. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora.

г. Горький. Получено 4 XII 1973.

УДК 582.766.5 (477.9)

В. М. Косых, Т. Г. Леонова

О НАХОДКЕ *EUONYMUS NANA* BIEB. *(CELASTRACEAE)* В КРЫМУ

V. M. KOSSYKH, T. G. LEONOVA. ON THE FIND OF *EUONYMUS NANA* BIEB. IN THE CRIMEA

На территории Крыма род *Euonymus* L., согласно обработкам во «Флоре СССР» (Проханов, 1949), «Флоре Крыма» (Станков, 1953) и в «Определителе высших растений Крыма» (Чернова, 1972), представлен тремя видами: *E. europaea* L., *E. latifolia* (L.) Mill. и *E. verrucosa* Scop. Т. Г. Леонова (1960, 1963, 1965, 1974) приводит для Крыма четвертый вид бересклета — *E. czernjaëvii* Klok.

В августе 1974 г. в горном Крыму в долине р. Большой Бурульчи в 20 км на юго-восток от г. Симферополя В. М. Косых был найден пятый вид бересклета — бересклет карликовый — *E. nana* Bieb. Несколько экземпляров Б. карликового в вегетативном состоянии были собраны на осветленной опушке грабово-букового леса в расщелинах известняковой глыбы. Вместе с ним на склонах этой долины были встречены и остальные три вида бересклета, ранее приводимые для Крыма, в сообществе с *Ligustrum vulgare* L., *Viburnum opulus* L., *Corylus avellana* L. По опушкам леса и на полянах в пойме реки были отмечены также большие заросли *Rubus idaeus* L., *R. saxatilis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Aegopodium podagraria* L. Изредка встречались *Glechoma hederacea* L., *Impatiens noli-tangere* L.

Находка *E. nana* в Крыму весьма интересна, так как дополняет и уточняет общие контуры его прежнего более широкого и, по-видимому, сплошного ареала, от которого к настоящему времени сохранились три небольших, значительно удаленных друг от друга участка. Первый из них находится на юге Европейской части СССР и на востоке Румынии (Восточные Карпаты), второй — на Северном Кавказе, третий — в северо-западных районах Китая (Soran и др., 1957; Гейдеман, 1960; Леонова, 1965; Lungu, 1967).

E. nana — реликт третичного периода, известный в Европе с миоцена—плиоцена как компонент широколиственных лесов, пришедших, по мнению Ю. Д. Клеопова и Ф. О. Гриня (1933), из Восточной Азии. В третичный период он имел более широкое распространение, чем в настоящее время но под воздействием ледника вымер на значительной части своего ареала (подробнее см. Леонова, 1974), сохранившись отдельными изолированными участками в местах сохранности широколиственных лесов. В Европейской части СССР *E. nana* известен лишь из следующих пунктов.

Украина: Хмельницкая обл., Хмельницкий р-н, около м. Сатанова, в лесу, VII 1858, вег., А. Рогов. Черкасская обл.: Чигиринский р-н, «Вовчий шпиль», в Матвеевском лесу, 28 VIII 1937, вег., Ф. Гринь; тот же р-н, Яничанское лесничество, в грабовом и грабово-дубовом лесу, 1 IX 1937 и 1 IX 1938, вег., вег., Ю. Клеопов и Ф. Гринь; близ г. Умань, лес Белогрудовка, 15 V 1941, цв., Н. Онищенко и Ф. Гринь. Винницкая обл.: Немировский р-н, в долине р. Южн. Буг, вблизи с. Алексеевки, суборь, VIII 1932, вег., Ф. Гринь; Ситковецкий лесхоз, 23 VI 1932, вег., Ф. Гринь и В. Михайличенкова; там же, кв. 47, VII 1936, вег., Ф. Щепотьев; с. Вост. Кропивна, 25 VII 1932, вег., Ф. Гринь и В. Михайличенкова; Криковецкое лесничество, 11 VIII 1932, вег., Ф. Гринь; Брацлавский р-н: с. Вышковцы, по склону к р. Шипковка (приток Южн. Буга), ур.Юхненково, X 1935, вег., Б. Балковский; Брацлавское лесничество, в Гриневской лесной даче, 26 VII 1937, вег., Ф. Гринь; Ярышевский р-н: Могилев-Подольский лесхоз, в окр. с. Ломозы, VII 1936, пл., Ф. Щепотьев; там же, окр. ст. Немерчи, 12 VIII 1927, вег., Ю. Клеопов; окр. Немерчи, среди кустарников по склонам к р. Бичуг, 3 VI 1928, цв. и пл., М. Билозор и К. Янковский. Кировоградская обл.: Знаменский р-н, в Черном лесу, 26 VI 1937, вег. и 18 V 1949, вег., Ф. Гринь; Долинский р-н, дендропарк «Веселые Боковеньки», дикорастущий экз., 28—29 VI 1953, вег. и пл., М. Котов и Р. Теличко. Крым: Симферопольский р-н, долина р. Большой Бурульчи в 20 км к ЮВ от Симферополя в грабово-буковом лесу, 8 VIII 1974, вег., В. Косых. Молдавия: Корнештский р-н, восточнее и западнее с. Бахмут, дубовый лес в долине, 12 IV и 13 V 1952, вег., вег., Л. Николаева и М. Пожарисская; Калараршский р-н, с. Гыржавка, грабовый лес на южн. склоне, 6 VIII 1949, вег., и 29 VIII 1951, вег., Т. Гейдеман.

Кавказ: на Северном Кавказе *E. nana* был собран в двух близко расположенных друг от друга районах: близ г. Пятигорска в Ставропольском крае (окр. Константиновских горячих источников — Thermae Constantinomontanae (typus!), цв. Х. Стевен; г. Бештау, вег., Х. Стевен) и на севере ГрузССР (истоки р. Кубани, на скалах между кустарниками близ Хурзука, 2440 м над ур. м., 30 VI 1900, цв., № 914, Н. Десулави).

Из Китая мы имели следующие образцы *E. nana*: Сев.-Зап. Китай: Нинся-Хуэйский АР, хр. Алашань, 16 X 1871, пл., № 109, Н. Пржевальский; там же, 21 VI и 3 VII 1873, цв., № 123, он же; там же, ущелье Изосто, 9 и 11 V 1908, вег., вег., №№ 137, 144, С. Четыркин. Пров. Ганьсу: «Regio Tangut», 26 VII и 7 VIII 1880, пл., № 730, Н. Пржевальский; «Кумирня

Чортэн-тан», IX 1901, пл., № 583, В. Ладыгин; монастырь Учу-сы, в 15 км к ЮЗ от гор. Вэй-юань-сянь, центр. ч. пров., 6 II 1909, ветвь без лист., № 4, П. Нанайков. Пров. Шэньси: Hua juen shen, 1897, цв., Fr. Hugh.

ЛИТЕРАТУРА

Гейдеман Т. С. (1960). О распространении некоторых редких видов лесных растений на территории Молдавских Кодр. Изв. Молд. ФАН СССР, 1, 67. — Клеопов Ю. Д., Ф. О. Гринь. (1933). Про умові росту та історию *Euonymus nana* Bieb. в Понтійскій області. Вісник Київского бот. саду, 16. — Леонова Т. Г. (1960). К познанию р. *Euonymus* L. Бот. ж., 45, 5. — Леонова Т. Г. (1963). Ключ для определения бересклетов СССР и родственных им зарубежных видов. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, 22. — Леонова Т. Г. (1965). О распространении бересклетов в СССР и сопредельных странах. В сб.: Ареалы растений флоры СССР. — Леонова Т. Г. (1974). Бересклеты СССР и сопредельных стран. — Проханов Я. И. (1949). Сем. *Celastraceae* Lindl. Флора СССР, XIV. — Станков С. С. (1953). Сем. *Celastraceae*. Флора Крыма, 2, *3*. — Чернова Н. М. (1972). Сем. *Celastraceae*. Определитель высших растений Крыма. — Lungu L. (1967). *Euonymus nanus* Bieb. din mlaştina turboasă de la Cristişorul, Neagra-Broştenilor. Lucrările Grădini bot. Bucureşti, 1966 (1967). — Soran V., A. Fabian, E. Teodoreanu, B. Diaconeasa. (1957). O statiune nuoă pentru *Euonymus nana* Bieb. in flora R. P. R. Communicările Acad. R. P. R., 7, 8.

Никитский ботанический сад,
Ялта
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 X 1974.

УДК 581.174.1 : 635.64 : 546.47

Г. Б. Халидова, А. В. Косицин

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ЦИНКА НА КАРБОАНГИДРАЗНУЮ АКТИВНОСТЬ ХЛОРОПЛАСТОВ ТОМАТОВ

G. B. KHALIDOVA, A. V. KOSITSIN. INFLUENCE OF ZINC DEFICIENCY ON CARBONICANHYDRASE ACTIVITY OF TOMATO CHLOROPLASTS

Карбоангидразная активность хлоропластов томатов резко снижается у растений, сильно страдающих от недостатка цинка, составляя в предельном случае 10% от нормальной. Снижение активности фермента в значительной степени зависит от погодных условий. Карбоангидразная активность хлоропластов является очень чувствительным к недостатку цинка физиологическим показателем, так как даже у растений, не обнаруживающих видимых признаков недостатка цинка, она отчетливо снижается при прекращении нормального снабжения цинком. Не содержащий цинка апофермент карбоангидразы не синтезируется при недостатке цинка или же он настолько неустойчив, что не накапливается в хлоропластах в заметных количествах.

Еще до открытия значения цинка для растений был описан целый ряд болезней технических культур, которые теперь могут быть причислены к болезням цинковой недостаточности (Lindsay, 1972).

Для растений, страдающих от недостатка цинка, характерны нарушение роста, приводящее к «розеточности», мелколистность, желтая пятнистость, бронзовая окраска листьев некоторых растений (Школьник, 1974). Весьма ненормальна также клеточная структура листьев больных растений. Палисадные клетки пораженных листьев шире и делятся поперечно. Хлоропластов мало и они меньшего размера, их структура нарушена, клетки наполнены сгустками фенолов (Vesk и др., 1966; Порохневич, 1972; Школьник, 1974). Все эти факты говорят о глубоких нарушениях различных сторон метаболизма растения, его многочисленных синтетических реакций.

Современный этап исследования данного вопроса связан с изучением тонких механизмов влияния цинка на жизненные функции растений. По существующим представлениям, влияние цинка, как и большинства других микроэлементов, на обменные процессы растительного организма заключается в его участии в деятельности ряда биологических катализаторов — ферментов (Vallee, Wacker, 1970; Malmström, 1970).

Одним из ферментов, работу которого связывают с наличием в его составе цинка, является карбоангидраза (Prince, Woolley, 1972). Этот энзим катализирует очень простую реакцию

$$CO_2 + H_2O \rightleftarrows H_2CO_3,$$

имеющую тем не менее всеобщее значение для живых систем, так как углекислота является одним из важнейших метаболитов.

У растений карбоангидраза основную роль играет в фотосинтезе (Everson, 1971) и максимальная карбоангидразная активность сосредоточивается, как правило, в листьях (Wood, Sibly, 1952), ее совершенно нет в корнях и мало в стеблях. Более поздние работы показывают, что значительная часть карбоангидразы листьев сосредоточена в хлоропластах (Poincelot, 1972).

Карбоангидраза в листьях ускоряет переход между формами углекислоты в которых последняя поступает в лист, транспортируется через внутриклеточные мембраны и включается в фотосинтез. Точный механизм участия карбоангидразы в этом процессе еще не выяснен, но функции ее у растений C_3 и C_4 путей фотосинтеза, по-видимому, различны (Everson, Slack, 1968).

В настоящее время достаточно хорошо изученными являются карбоангидразы, полученные из животных. Для многих из них убедительно показана безусловная необходимость иона цинка для осуществления каталитической реакции, изучена первичная структура и структуры высших порядков, существуют схемы возможных механизмов действия этих ферментов (Prince, Woolley, 1972).

Значительно меньше имеется данных о карбоангидразах растительных и бактериальных, в отношении растительных карбоангидраз наметился некоторый прогресс только в последнее время. Для карбоангидразы петрушки доказано наличие в ней цинка, изучен ее аминокислотный состав и некоторые другие показатели (Tobin, 1970); подобные данные есть и для карбоангидразы гороха (Kisiel, Graf, 1972). Все это создает перспективу для исследования и других растительных карбоангидраз как цинксодержащих ферментов. Следует подчеркнуть, однако, что существуют и работы, отрицающие наличие цинка в составе растительного фермента (Fellner, 1963; Rossi, Cortivo, 1968).

В литературе имеются указания на снижение активности данного фермента при выращивании растений на питательных растворах без цинка (Wood, Sibly, 1952; Edwards, Mohamed, 1973). Для цитрусовых активность карбоангидразы предлагается даже использовать как показатель цинковой недостаточности, когда последняя замаскирована недостаточностями железа и марганца (Bar-Akiva, Lavon, 1969). Есть указания о снижении активности карбоангидразы при недостатке цинка и у растений томатов (Wood, Sibly, 1952). Эти авторы работали с суммарной карбоангидразой листьев, не учитывая ее внутриклеточной локализации, и пришли к выводу, что в цинкдефицитных растениях активность данного фермента меньше, чем в нормальных растениях из-за блокирования биосинтеза апофермента, а не из-за отсутствия достаточного количества цинка для его активирования.

В предлагаемой работе мы исследовали влияние недостатка цинка на активность карбоангидразы хлоропластов, так как дифференцированный по внутриклеточным структурам подход к изучению ферментов позволяет более четко определить их функции.

Материал и методика

Объектом исследования служили томаты сорта «Грибовские грунтовые». Растения выращивались в водной культуре на питательном растворе Арнона в двух вариантах —Zn и +Zn. На полный питательный раствор томаты пересаживались с половинного, на котором они росли после проращивания их на фильтровальной бумаге.

В варианте —Zn растения не получали цинка, а в +Zn получали 50 мкг Zn/литр. Питательные растворы готовились на деионизованной воде, полученной посредством пропускания дистиллированной воды через колонку с ионообменником фирмы «Серва». Растворы солей очищались от следов цинка дитизоновой экстракцией. При выращивании применялись меры предосторожности против загрязнения питательных растворов посторонним цинком.

Для анализа снимались листья 3—7-х ярусов. В зависимости от целей опыта растения использовались на той или иной стадии проявления недостаточности. Для обработки собранных листьев применялись растворы следующего состава: гомогенизационный раствор—сахароза—0.6 M, Na_2HPO_4—0.2 M, Na_2SO_3—0.032 M, ЭДТА—0.001 M в воде — промывной раствор — сахароза—0.06 M, Na_2SO_3 —0.032 M в 0.01 M фосфатном буфере с pH 7.3.

Листья растирались в фарфоровой ступке с гомогенизационным раствором, причем отношение веса листьев в граммах к объему раствора в миллилитрах составляло 1 : 1. Растертая масса отжималась через двойной слой марли. Фильтрат подвергался дифференциальному центрифугированию по следующей схеме: первая ступень — 10 минут при 240 g; вторая ступень — 10 минут при 1300 g.

Для лучшего отделения осаждаемых частиц на обеих ступенях применялось подслаивание гомогенизационным (1-я ступень) и промывным (2-я ступень) растворами. На второй ступени получался осадок хлоропластов, который перемешивался механической мешалкой с 0.1 M раствором меркаптоэтанола, pH которого доводился до 8 сухим трисом. Экстракция белков длилась 1.5 часа, после чего разрушенные осмотическим шоком хлоропласты отделялись центрифугированием в течение 20 минут при 14 000 g.

В полученных экстрактах белков определялась карбоангидразная активность (Rickli и др., 1964). Данный метод использует реакцию гидратации углекислого газа в щелочном растворе, которую ускоряет карбоангидраза. Для определения активности фермента к 2 мл. 0.025 M Na-вероналового буфера с pH 8.2, содержащего 0.001% индикатора бромтимолового синего, добавлялась испытуемая проба белка и в раствор впрыскивалось 2 мл воды, насыщенной углекислотой при 0°. За счет гидратации углекислоты pH раствора снижается от 8 до 5, что фиксируется по изменению голубой окраски индикатора на желтую. Контролем служит скорость реакции без пробы белка. Для термостатирования процесса все операции проводились в ледяной ванне при 0°.

Активность карбоангидразы рассчитывалась по формуле

$$U = 10\,(T_b/T_c - 1),$$

где U — активность фермента в единицах Уилбура-Андерсона, T_b — время контрольной реакции, T_c — время реакции, катализируемой ферментом.

Из белковых экстрактов хлоропластов брались также пробы на белок, белки осаждались равным объемом 10% трихлоруксусной кислоты. Осадки растворялись в щелочи, и в растворе белок определялся микробиуретовым методом (Itzhaki, Gill, 1964). Осадки хлоропластов, отделенные от белковых экстрактов, использовались для определения в них хлорофилла. Для этого к ним добавлялось по 1 мл воды и размешивалось до образования суспензии, в которой хлорофилл определялся методом Арнона (1949).

Результаты

При выращивании томатов без цинка они довольно скоро обнаруживают сильные признаки недостаточности цинка. Растения отстают в росте, листья скручены и имеют сероватый оттенок. На них, а также на черешках образуются коричневые некротические пятна.

Уменьшение карбоангидразной активности хлоропластов у сильно страдающих от недостатка цинка растений иллюстрирует опыт № 1. Растения росли на двух вариантах питательного раствора 17 дней. Средняя высота варианта —Zn составляла 22 см, а высота варианта +Zn — 45 см. Внешние признаки недостаточности цинка были хорошо выражены. Результаты опыта приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Снижение карбоангидразной активности хлоропластов при недостатке цинка

Вариант опыта	Активность фермента		
	на г сырого веса	на мг хлорофилла	на мг белка
+Zn	48	340	560
—Zn	14	120	220
Процент к контролю	31	36	39

Карбоангидразная активность, измеренная в единицах Уилбура-Андерсона, пересчитывалась: 1) на грамм сырого веса снятой пробы листьев; 2) на миллиграмм хлорофилла выделенного осадка хлоропластов и 3) на миллиграмм белка, полученного из хлоропластов экстракта растворимых белков. Контролем являлся вариант +Zn.

Значения, приведенные в этой и последующих таблицах, являются средними из 3—5 определений, относительная ошибка их составляет в среднем 10%.

Следующие опыты были поставлены с целью проверки, существует ли параллелизм между развитием признаков цинковой недостаточности и уменьшением карбоангидразной активности. Сравнивались растения, росшие при отсутствии цинка 3 и 6 дней. Первые растения несколько отстают в росте, но окраска листьев нормальная, некрозов нет и только у основания листьев появляется легкая коричневатость.

Шестидневная бесцинковая культура отличается бо́льшим отставанием в росте, небольшими размерами листьев, сероватым их оттенком, появлением небольших некрозов на черешках, более темной окраской стеблей, результаты опытов приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Зависимость карбоангидразной активности от сроков выращивания растений без цинка

Активность фермента	Опыт № 2 (3 дня на —Zn)			Опыт № 3 (6 дней на —Zn)		
	+Zn	—Zn	процент к контролю	+Zn	—Zn	процент к контролю
На г сырого веса	56	26	47	128	22	18
На мг хлорофилла	430	205	47	635	160	24
На мг белка	650	230	35	1187	280	24

Можно было предположить, что карбоангидразная активность уменьшается из-за недостатка цинка для образования полной молекулы карбоангидразы и в хлоропластах присутствует неактивный апофермент. Имея в виду это предположение, нами было предпринято несколько попыток активации апофермента карбоангидразы цинком, внесенным непосредственно в экстракт белков. Цинк вносился в виде соли $ZnSO_4$ в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ М. Такая концентрация обычно применяется для реактивации животной карбоангидразы (Eckert, 1961).

Для этих опытов (№ 4 и № 5) были использованы растения с далеко зашедшей недостаточностью цинка, карбоангидразная активность которых состаиляла 29.6% и 10.3% от плюсового контроля соответственно в 4 и 5 опытах. По нашим предположениям, в таком случае эффект активации апофермента мог бы быть более заметным. Однако, как видно из табл. 3, активации апофермента не наступало, а наоборот, в варианте с добавленным цинком происходило со временем более значнтельное снижение активности карбоангидразы.

ТАБЛИЦА 3

Влияние $ZnSO_4$ на активность карбоангидразы

Активность фермента	В день выделения	Через 1 день		Через 5 дней	
		без $ZnSO_4$	с $ZnSO_4$	без $ZnSO_4$	с $ZnSO_4$
		Опыт № 4			
На г сырого веса	42	38	31	38	31
На мг хлорофилла	1500	1350	1100	1350	1000
		Опыт № 5			
На г сырого веса	11	11	5	11	3
На мг хлорофилла	460	430	190	430	110
На мг белка	370	350	160	350	87

Примечаиие. Приведены данные только по варианту —Zn.

Интересно было проследить реакцию взрослых сформированных растений на удаление из питательной среды цинка. С этой целью томаты выращивались в течение 20 дней с нормальной дозой цинка, затем часть растений пересаживалась на питательную среду без цинка. Выращенные в таких условиях растения варианта —Zn в течение 12 дней не обнаруживали внешних признаков страдания от недостатка микроэлемента, однако активность фермента из хлоропластов таких растений оказывалась все же сниженной (опыт № 6, табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Влияние недостатка цинка на карбоангидразную активность хлоропластов взрослых растений

Вариант опыта	Активность фермента		
	на г сырого веса	на мг хлорофилла	на мг белка
+Zn	83	830	980
—Zn	48	620	845
Процент к контролю	58	75	86

Обсуждение результатов

Результаты проведенных экспериментов показывают, что карбоангидразная активность хлоропластов сильно снижается у томатов, страдающих от недостатка цинка, и этот процесс усугубляется по мере развития цинковой недостаточности. Однако это снижение не всегда пропорционально срокам выращивания, так как сильно зависит от погодных условий, которые меняются в течение вегетационного сезона. В некоторых случаях сильное снижение активности фермента происходит на 6-й день (табл. 2), а в других случаях такой сильной разницы не наблюдается и на 17-й день выращивания растений (табл. 1).

Неудачная попытка активировать карбоангидразу внесением постороннего цинка в экстракт белков из хлоропластов варината —Zn показывает, что в экстракте нет апофермента карбоангидразы, способного к восприятию ионов цинка. Этот факт подтверждает точку зрения Вуда и Сибли, что уменьшение карбоангидразной активности у цинкдефицитных растений нельзя объяснить недостатком цинка для включения его в уже готовый апофермент (Wood, Sibly, 1952). Отсутствие апофермента у страдающих от недостатка цинка томатов может объясняться или малой его стойкостью, или необходимостью включения цинка в молекулу карбоангидразы непосредственно в момент ее образования.

Возможно, как это предполагают Вуд и Сибли, что синтез карбоангидразы блокируется при недостатке цинка на какой-то более ранней стадии. Однако это действие должно быть очень специфичным именно для карбоангидразы, так как ее синтез тормозится в значительно большей степени, чем других растворимых белков хлоропластов. На это указывают результаты пересчета карбоангидразной активности на белок. Дополнительная инактивация имеющегося фермента внесенным извне цинком связана, по-видимому, с тем, что этот цинк блокирует белковую молекулу по принципу действия тяжелых металлов на белки.

Опыт № 6 (табл. 4) иллюстрирует значение нормального обеспечения цинком для взрослых растений. В течение 12 дней после удаления цинка растения варианта —Zn не обнаруживают признаков страдания от недостатка цинка, по-видимому, благодаря большому запасу микроэлемента в корнях. Тем не менее карбоангидразная активность белкового экстракта из хлоропластов этих растений заметно снижена. Все это еще раз свидетельствует о большой чувствительности карбоангидразной реакции к недостатку цинка, о тонкой настроенности этого фермента к метаболическим процессам, осуществляемым с участием данного микроэлемента.

ЛИТЕРАТУРА

Порохневич Н. В. (1972). Изменение цитологических показателей фотосинтетического аппарата льна в онтогенезе при различном уровне снабжения растений цинком. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 6 : 68. — Школьник М. Я. (1974). Микроэлементы в жизни растений. — Arnon D. J. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant physiol., 24, 1:1. — Bar-Akiva A., R. Lavon. (1969). Carbonic anhydrase activity as an indicator of zinc deficiency in citrus leaves. J. Hort. Sci., 44, 4 : 359. — Eckert H. (1961). Über die Austauschbarkeit des Zinks gegen andere Schwermetalle in der Molekul der Kohlensäurenanhydratase. Naturwissenschaften, 48, 11 : 429. — Edwards G. E., A. K. Mohamed. (1973). Reduction in carbonic anhydrase activity in zinc deficient leaves of *Phaseolus vulgaris* L. Crop sci., 13, 3 : 351.— Everson R. G. (1971). Carbonic anhydrase in photosynthesis. In: Photosynthesis and photorespiration. Austral. Nation. Univ. Canberra: 275. — Everson R. G., C. R. Slack. (1968). Distribution of carbonic anhydrase to C_4-pathway of photosynthesis. Phytochemistry, 7, 4 : 581. 6. — Fellner S. K. (1963). Zinc-free plant carbonic anhydrase: lack of inhibition by sulfonamides. Biochem. Biophys. Acta, 77, 1 : 155. — Itzhaki R. F., M. D. Gill. (1964). A micro-biuret method for estimating proteins. Ann. Biochem., 9, 4 : 401. — Kisiel W., G. Graf. (1972). Purification and characterisation of carbonic anhydrase from *Pisum sativum*. Phytochemistry, 11, 1 : 113. — Lindsay W. L. (1972). Zinc in soils and plant nutrition. Advances in Agronomy, 24 : 147. — Malmström B. G. (1970). The «unique» metal-binding properties of metalloenzymes. Pure Appl. Chem., 24, 2 : 393. — Poincelot R. P. (1972). Intracellulai distribution of carbonic anhydrase in spinach leaves. Biochem. Biophys. Acta, 258, 2 : 637. — Prince R. H., P. R. Woolley. (1972). Die Funktion des Metall-Iones in der Carboanhydrase. Angew. Chem., 84, 10 : 461. — Rickli E. E., S. A. S. Ghasanfar, B. H. Gibbons, J. T. Edsall. (1964). Carbonic anhydrases from human erithrocytes. J. Biol, Chem., 239, 4 : 1065. — Rossi C., M. Cortivo. (1968). Anhydrasi carbonica da foglia di spinacio : purificazione e proprieta. Boll. Soc. Ital. Sperim., 44, 20 bis. — Tobin A. (1970). Carbonic anhydrase from parsley leaves. J. Biol. Chem., 245, 10 : 2656. — Vallee B. L., W. E. C. Wacker. (1970). Metalloproteins. In: The proteins, V. — Vesk M., J. Possingham, F. V. Mercer. (1966). The effect of mineral nutrient deficiencies on the structure of leaf cells of tomato, spinach and maise. Austral. J. Bot., 14, 1 : 48. — Wood J. G., P. M. Sibly. (1952). Carbonic anhydrase activity in plants in relation to zinc content. Austral. J. Sci. Res., ser. B., 5, 2 : 244.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 18 XI 1974.

УДК 581.84+581.4 : 581.47 : 633.811.615

В. В. Старикова

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРЕШКОВ *ROSA RUGOSA* THUNB. В ПРОЦЕССЕ ИХ РАЗВИТИЯ

V. V. STARIKOVA. ANATOMO-MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF NUTS OF *ROSA RUGOSA* THUNB. IN THE PROCESS OF THEIR DEVELOPMENT

Изучался процесс развития орешков *Rosa rugosa* Thunb. от момента их завязывания до полного созревания. В процессе развития плодиков хорошо выражены три стадии: 1) усиленный рост орешков за счет деления клеток и их растяжения и заложение всей структуры перикарпия (около 14—20 дней после массового цветения); 2) дифференцировка тканей околоплодника и начало одревеснения и кутинизации клеток (14 дней); 3) полное одревеснение перикарпия (7 дней), зрелые плоды. Через 30—34 дня после цветения орешки *Rosa rugosa* Thunb. полностью сформировываются, приобретают характерную для иих анатомическую структуру, величину, форму и окраску.

Для целей систематики тех или иных таксономических групп растений наряду с другими методами исследования большое значение имеет анатомокарпологический (Зажурило, 1935; Козо-Полянский, 1950, и др.). Знание строения и развития анатомических структур необходимо при палеоботанических исследованиях и, кроме того, оно представляет и практический интерес.

В литературе освещались вопросы становления анатомо-морфологической структуры плодов различных цветковых (Артюшенко, 1949; Юдин, 1957, и др.), в том числе и некоторых розоцветных (Sterling, 1953; Тутаюк, Рзаев, 1959; Рзаев, 1962). Г. А. Рзаев (1962) выделяет три основные фазы в формировании плода-костянки у некоторых представителей *Prunoideae*: первая — усиленное деление клеток и их растяжение (45—50 дней), вторая — дифференциация отдельных тканей околоплодника (около 20 дней); третья — стадия созревания (25—40 дней).

Нами изучались анатомо-морфологические особенности орешков шиповника морщинистого *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития, от момента завязывания до полного созревания. Первый сбор материала был проведен через 7 дней от начала массового цветения шиповника, а затем, по мере созревания, плоды собирались через каждую неделю. Орешки фиксировались в фиксаторе Чемберлена. Срезы делались от руки бритвой в поперечном направлении через центр плодика, а зарисовки — с помощью рисовального аппарата РА-5. Реакция на одревеснение определялась солянокислым анилином, а на кутин—суданом III.

12 VI 1972 был сделан первый сбор орешков. Завязи белые, мягкие, размеры орешка 2.4 мм дл., 1.1 мм шир. На срезе (рис. 1, *А*) виден характер смыкания плодолистиков при образовании апокарпного гинецея — свернутое смыкание. Хорошо просматривается проводящая система плодолистника, которая представлена сутуральным (шовным) пучком, плацентарным пучком и несколькими мелкими пучками в боковых стенках. В гнезде завязи на срезе видна семяпочка с проводящим пучком.

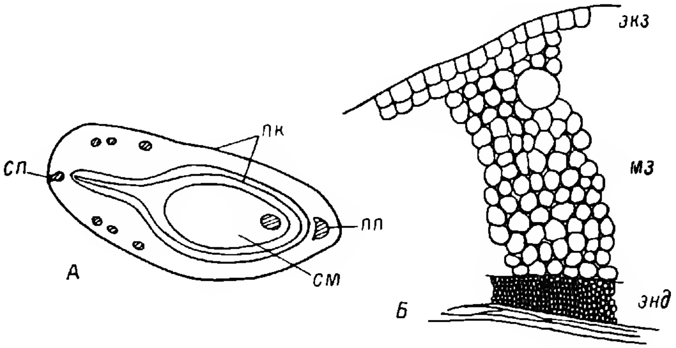


Рис. 1. Поперечный срез орешка *Rosa rugosa* Thunb., сбор 12 VI 1972.

А — общий вид среза: *сп* — сутуральный пучок, *пп* — плацентарный пучок, *см* — семяпочка, *пк* — перикарпий; *Б* — строение перикарпия: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий.

Основные слои перикарпия уже хорошо видны (рис. 1, *Б*): экзокарпий, состоящий из двуслойного эпидермиса; массивный мезокарпий и узкая полоска эндокарпия. Все клетки живые, реакции на одревеснение и кутин они не дают. Мезокарпий состоит из однородных округлых клеток. На этой стадии уже можно заметить, что эндокарпий состоит из двух слоев: наружного слоя мелких паренхимных клеток и внутреннего слоя, состоящего из клеток, вытянутых вдоль гнезда завязи.

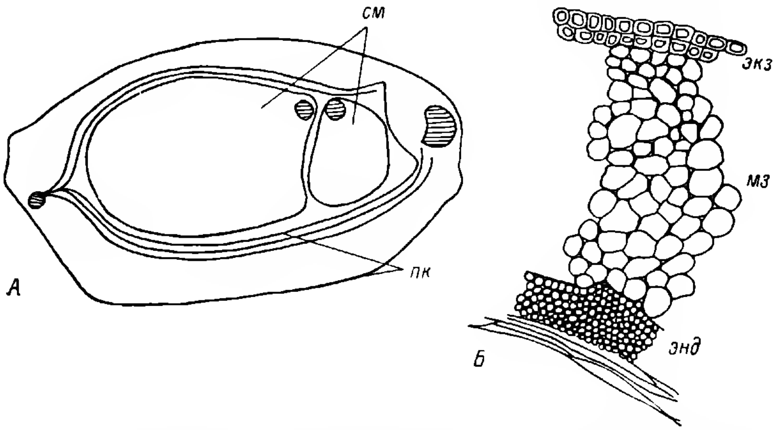


Рис. 2. Поперечный срез орешка *Rosa rugosa* Thunb., сбор 19 VI 1972.

А — общий вид среза: *пк* — перикарпий, *см* — семяпочки; *Б* — строение перикарпия: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий.

19 VI 1972. В течение недели изменялись размеры плодиков: длина — 3.9 м, ширина — 1.6 мм, увеличились гнездо завязи (рис. 2, *А*), толщина перикарпия, особенно эндокарпия, который приобретает характерную для него структуру (рис. 2, *Б*), — в нем можно выделить два слоя: наружный, состоящий из очень мелких, плотно прижатых друг к другу клеток, и внутренний, образованный вытянутыми в продольном направлении клетками

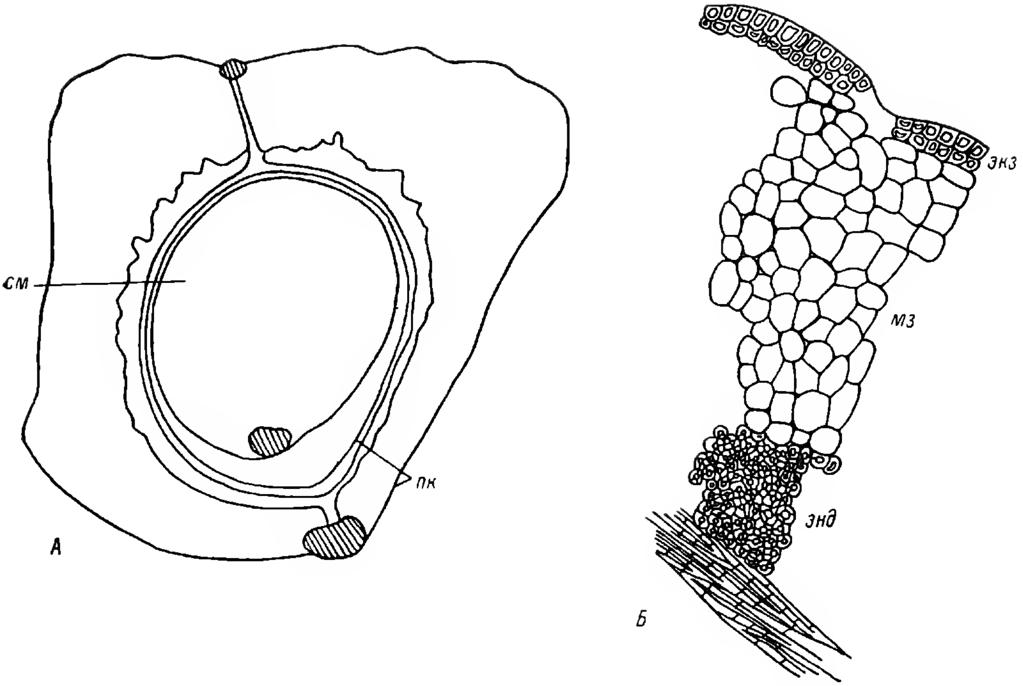


Рис. 3. Поперечный срез орешка *Rosa rugosa* Thunb., сбор 25 VI 1972.

А — общий вид среза: *пк* — перикарпий, *см* — семяпочка; *Б* — строение перикарпия: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий.

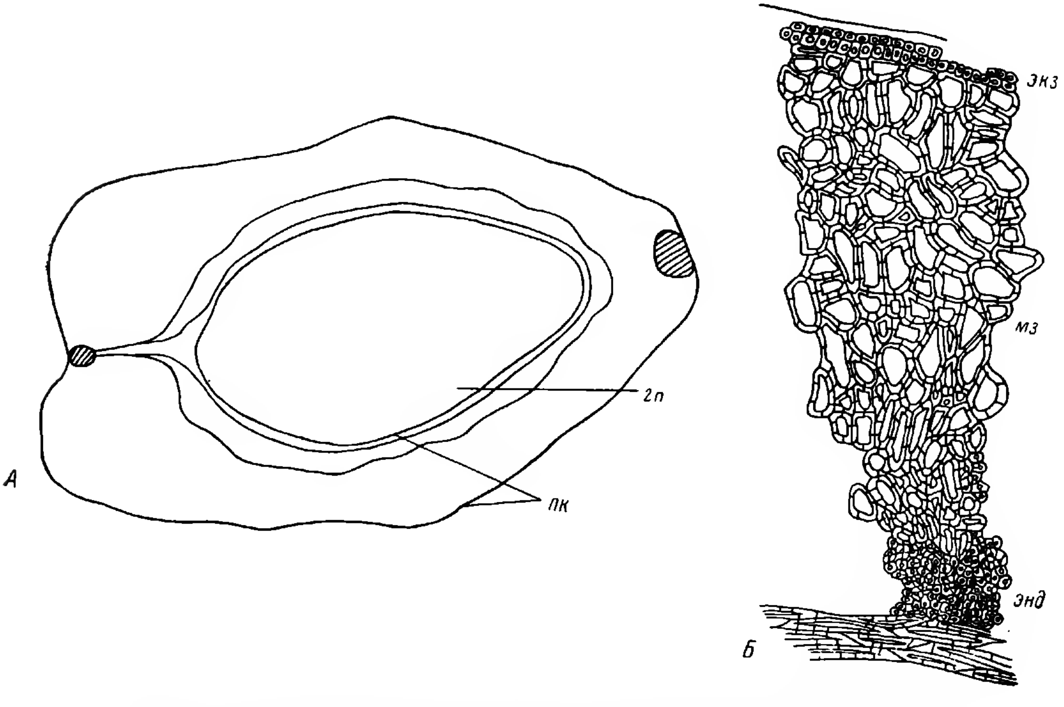


Рис. 4. Поперечный срез орешка *Rosa rugosa* Thunb., сбор 3 VII 1972.

А — общий вид среза: *пк* — перикарпий, *гп* — гнездо плодика; *Б* — строение перикарпия: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий.

с заостренными концами. Большинство клеток перикарпия еще тонкостенные, но клетки экзокарпия уже имеют утолщенные стенки. Одревеснения и кутинизации еще не наблюдается.

На одном из срезов материала этого срока сбора в гнезде завязи были обнаружены две семяпочки (рис. 2, *А*), обычно же плодики шиповников односеменные; этот факт можно расценивать как реверсию.

25 VI 1972. Плодики еще увеличились: длина — 4.5 мм, ширина — 2.4 мм, размеры их меняются в значительной степени за счет мощности слоев перикарпия и особенно мезокарпия и наружного слоя эндокарпия (рис. 3, *А*, *Б*) в основном благодаря растяжению клеток и утолщению их оболочек. Клетки мезокарпия приобретают характерную округло-угловатую форму. Четко вырисовывается строение эндокарпия: внутренний слой его состоит из сильно вытянутых толстостенных клеток, наружный — из мелких, округлых толстостенных клеток; этот последний слой имеет неровную поверхность, он выступами вдается в мезокарпий. Таким образом, клетки эндокарпия рано обособляются как склереиды.

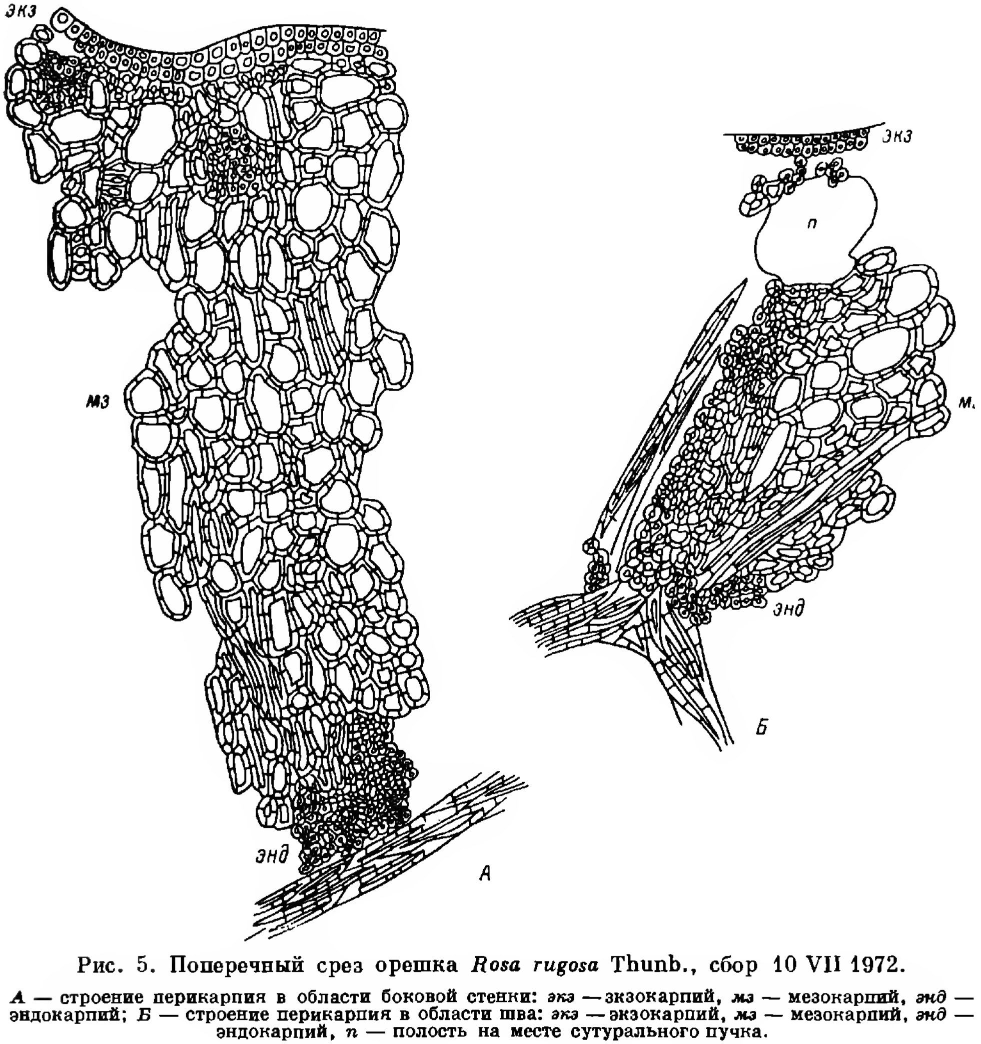


Рис. 5. Поперечный срез орешка *Rosa rugosa* Thunb., сбор 10 VII 1972.

А — строение перикарпия в области боковой стенки: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий; *Б* — строение перикарпия в области шва: *экз* — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий, *п* — полость на месте сутурального пучка.

3 VII 1972. Размеры плодиков продолжают увеличиваться: длина — 4.7 мм, ширина — 2.9 мм (рис. 4, *А*). Перикарпий приобретает строение, характерное для зрелого плода (рис. 4, *Б*). Экзокарпий состоит из двух слоев эпидермальных клеток, оболочки их сильно утолщены и пропитаны кутином. Реакция на кутин еще слабая. Мощный мезокарпий состоит из крупных клеток, несколько вытянутых в радиальном направлении, обо-

лочки их значительно утолщены, но еще не одревесневшие. Двуслойный эндокарпий состоит из наружного кольца каменистых клеток с хорошо выраженными порами, слоистыми мощными оболочками и из внутреннего слоя склереид, вытянутых в продольном направлении. Клетки эндокарпия все одревесневшие. Интересно отметить, что также закладывается и имеет то же строение эндокарпий костянки (Тутаюк, Рзаев, 1959).

В последующие две недели размеры орешков увеличиваются и они приобретают характерные для орешков данного вида величину и форму; так, 10 VII 1972 длина плодиков была 5.0 мм, ширина — 3.0 мм. Эндокарпий дает сильную реакцию на одревеснение, одревесневает и мезокарпий (рис. 5, *А*).

В области шва (рис. 5, *Б*) наблюдается совершенно иная картина строения околоплодника. Эндокарпий почти под прямым углом вклинивается в мезокарпий. На месте сутурального пучка образуется полость. По шву происходит разрыв перикарпия при прорастании плодика, и своеобразное строение перикарпия в этой области, вероятно, способствует вскрыванию.

19 VII 1972. Длина орешков — 5.6 мм, ширина — 3.5 мм, полное одревеснение всего мезокарпия и эндокарпия. Оболочки клеток эпидермиса пропитаны кутином, на поверхности образуется кутикулярный слой небольшой мощности (рис. 6). Таким образом, к этому времени окончательно сформировывается перикарпий, он состоит из склеренхимной ткани, представленной различными склереидами (Эсау, 1969), отличающимися формой, размерами и толщиной оболочек.

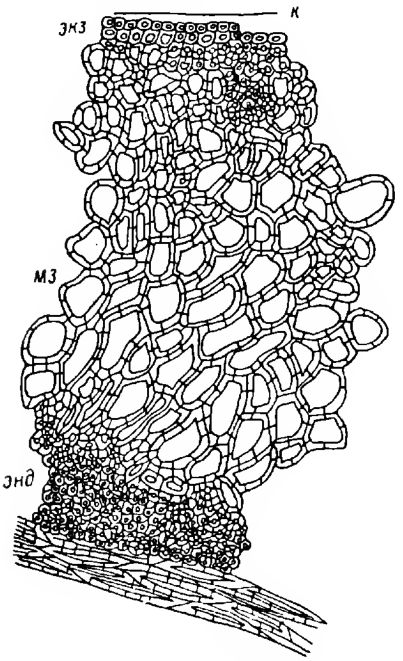


Рис. 6. Строение перикарпия плодика *Rosa rugosa* Thunb. на поперечном срезе, сбор 19 VII 1972.

экз — экзокарпий, *мз* — мезокарпий, *энд* — эндокарпий, *к* — кутикула.

Таким образом, в процессе развития орешков шиповника морщинистого, как и в развитии плода-костянки (Рзаев, 1962), можно выделить три хорошо выраженные стадии: 1) усиленный рост плодиков за счет деления клеток и их растяжения и заложение всей структуры перикарпия (около 14—20 дней после массового цветения); 2) дифференцировка тканей околоплодника и начало одревеснения и кутинизации клеток (14 дней); 3) полное одревеснение перикарпия (7 дней), зрелые плоды. Следовательно, через 30—34 дня после цветения орешки уже полностью сформировываются, приобретают характерную для них анатомическую структуру, величину, форму. В дальнейшие дни происходит только еще большее их одревеснение. Окраска орешков становится кремовой или желтовато-буроватой (по шкале цветов А. С. Бондарцева). Плодики удлиненные, сплющенные с боков, с хорошо выраженным снаружи швом, основание их расширенное, к вершине они сильно сужены. Гипантий приобретает яркую оранжевую окраску.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1949). Морфолого-анатомические исследования цветка и плода некоторых родов семейства жимолостных в онтогенезе. Автореф. дисс. — Зажурило К. К. (1935). Современные проблемы анатомии в карпологии. Тр. Воронежск. унив., 7. — Козо-Полянский Б. М. (1950). Значение различных методов в систематике растений. Проблемы ботаники, I — Рзаев Г. А. (1962). Анатомо-морфологическое исследование развития плода-костянки у некоторых представителей подсемейства *Prunoideae*. Автореф. дисс. — Тутаюк В. Х., Т. А. Рзаев. (1959). Анатомо-морфологическое исследование костянки миндаля *Amygdalus communis* var. *typica* с твердой скорлупой. Тр. АН АзербССР, сер. биол. и сельскохоз. наук, 5. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Юдин В. Т. (1957). Анатомо-морфологические особенности развития плодов некоторых видов клена. Бот. ж., 42, 2 — Sterling C. (1953). Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. Bull. Torrey Bot. Club, 80, 6.

Ульяновский
педагогический институт

Получено 21 XI 1973.

УДК 581.44 : 582.772

В. И. Тихонов

ФОРМИРОВАНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ACER*

V. I. TIKHONOV. FORMATION OF VEGETATIVE BUDS IN SOME SPECIES OF *ACER*

Изучался морфогенез вегетативных почек у 6 видов рода *Acer*. Формирование почек, ритмы и темпы роста связаны с особенностями экологии и филогенеза видов. Процесс заложения примордиев имеет одно-, двухпаузный характер в погодных условиях разных лет. Предполагается, что многопаузный ритм является эволюционной адаптацией вида к особенностям вегетационного сезона. Подтверждается представление о стабильности и специфичности ритмики сезонного развития побега на ранних фазах его роста.

Формирование почек и ритмы роста на ранних фазах образования вегетативного побега деревьев и кустарников еще недостаточно изучены (Шилова, 1969, и др.). Мало исследованы темпы заложения почечных метамеров в динамике в течение всего вегетационного периода (Шилова, 1962, 1969; Грудзинская, 1964; Кондратьева-Мельвиль, 1965; Кабулов, 1969, и др.). Особенный интерес представляет изучение этих явлений у видов одного и того же рода, различающихся историей происхождения, экология которых неодинакова (Шилова, 1969). Такое изучение позволяет дать более глубокую оценку экологической дифференциации видов внутри рода и позволяет лучше понять пути их приспособительной эволюции.

В целях изучения особенностей формирования почек у некоторых видов рода *Acer* L., различающихся филогенетическими связями, генезисом и ареалами, были взяты виды, относящиеся к следующим 4 секциям (Пояркова, 1933): секция *Platanoidea* Pax, ряд *Platanoidea* Pojark. — *A. platanoides* L.; ряд *Campestria* Pojark. — *A. campestre*; секция *Gemmata* Pojark., ряд *Pseudoplatani* Pojark. — *A. pseudoplatanus*; секция *Trilobata* Pojark., ряд *Tatarica* Pojark. — *A. ginnala* Maxim., *A. tataricum* L.; секция *Negundo* (Boehm.) Pax, ряд *Negundo* Pojark. — *A. negundo* L.

Род *Acer* интересен по разнообразию и обилию эндемичных видов. Чаще всего это деревья или кустарники горных лесов в областях с умеренным и влажным климатом. Побеги голые или опушенные, с супротивно расположенными листьями. Почки у большинства видов сидячие, иногда на коротких ножках, яйцевидные или конические. Преобладающая часть современных видов клена — растения теневыносливые, произрастающие в подчиненных ярусах смешанных лесов; светолюбием отличаются лишь виды секции *Trilobata*. По отношению к условиям влажности большинство видов клена мезофиты, однако многие из них, в том числе и бо́льшая часть изучавшихся видов, в той или иной мере могут переносить подобно ксерофитам значительную сухость. Виды секции *Gemmata* представляют одну из наиболее влаголюбивых групп. Большинству видов рода свойственна относительная морозостойкость (Кохно, 1968, и др.).

Изучавшиеся нами виды интродуцированы в ботаническом саду Херсонского пединститута. Наблюдения проводились круглогодично в течение 1970—1972 гг. Погодные условия указанных лет в Херсоне отличались между собой сравнительно резко. 1970 год характеризовался благоприятным режимом увлажнения как в осенне-зимний, так и в весенне-летний периоды. Этого нельзя сказать о 1971 и особенно 1972 годах. Начиная с июля 1971 г., систематически повторялись длительные бездождные периоды. Неблагоприятный режим погоды сохранялся и в течение крайне холодной малоснежной зимы 1972 г. Летняя засуха 1972 г., как известно, также не благоприятствовала росту растений.

Для анализа формирования почек брались боковые побеги высших порядков ветвления с южной стороны средней части кроны на 35—40-летних постоянных экземплярах через 5—10 дней в летнее время и через 20—30 дней в зимнее. В каждый срок осматривалось по 10 пазушных почек 2—3-го узла. Число почечных членов в почках варьировало незначительно, в пределах, как правило, одной пары. Коэффициент вариации не превышал обычно 10—20% при точности наблюдений порядка 2—5%. Величина среднеквадратического отклонения колебалась в пределах 0.40—0.90. Доверительная граница случайных колебаний при вероятности 0.95 и соответственно величине критерия достоверности 1.96 с учетом максимального значения ошибки средней (m) ±0.20 не превышала 0.55. Следовательно, различие средних числа почечных членов порядка 0.55 и более существенно с вероятностью 0.95 по всем анализируемым материалам. При анализе структуры почек у всех исследованных кленов хорошо выделились чешуи, примордиальные листья и их переходные формы, что отмечалось и ранее (Кабулов, 1969).

Как видно из табл. 1, наибольшее число метамеров в почке образуется у видов секции *Trilobata*. Они имеют максимальное число чешуй и примордиальных листьев. Минимальное число метамеров в почке образуется у видов секции *Negundo* главным образом за счет чешуй. Виды секций *Platanoidea* и *Gemmata* занимают промежуточное положение. Число чешуй в пазушных почках у изученных видов различается в пределах 3—6 пар. По нарастанию числа покровных чешуй виды можно расположить в следующий ряд: *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. campestre*, *A. ginnala*, *A. pseudoplatanus*, *A. tataricum*.

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая структура пазушных почек 2—3-го узла у видов *Acer* по наблюдениям в декабре 1970 и 1971 гг.

Структурные характеристики почек	Число пар почечных членов ($M \pm m$)					
	A. platanoides	*A. campestre*	*A. pseudoplatanus*	*A. ginnala*	*A. tataricum*	*A. negundo*
Общее число пар почечных членов	7.9±0.10	8.8±0.14	9.3±0.16	9.2±0.17	10.2±0.16	7.0±0.13
В том числе:						
чешуй	4.3±0.13	4.9±0.09	5.4±0.18	5.2±0.15	6.1±0.20	3.3±0.10
переходных форм листьев	1 (0—1)	1 (0—1)	1 (0—1)	1 (0—1)	1 (0—1)	1 (0—1)
листьев	2.8±0.13	3.7±0.12	3.0±0.13	3.4±0.18	4.1±0.10	3.0±0.11
Переход к полуобъемлющему почкосложению	2	2	3	3	3	—

Почкосложение чешуй у всех рассмотренных видов створчатое, на 2—3-й паре оно переходит в полуобъемлющее (табл. 1). В почке чешуи плотно прилегают друг к другу. Переходные формы листьев наблюдались нерегулярно. Число примордиальных листьев в почках у различных видов несколько отличается. По нарастанию числа примордиальных листьев изученные виды можно было бы расположить в такой ряд: *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. negundo*, *A. ginnala*, *A. campestre*, *A. tataricum*. Листосложение плоское, переходящее у нижних листьев в складчатовеерное. Последнее не выражено у представителей ряда *Tatarica*.

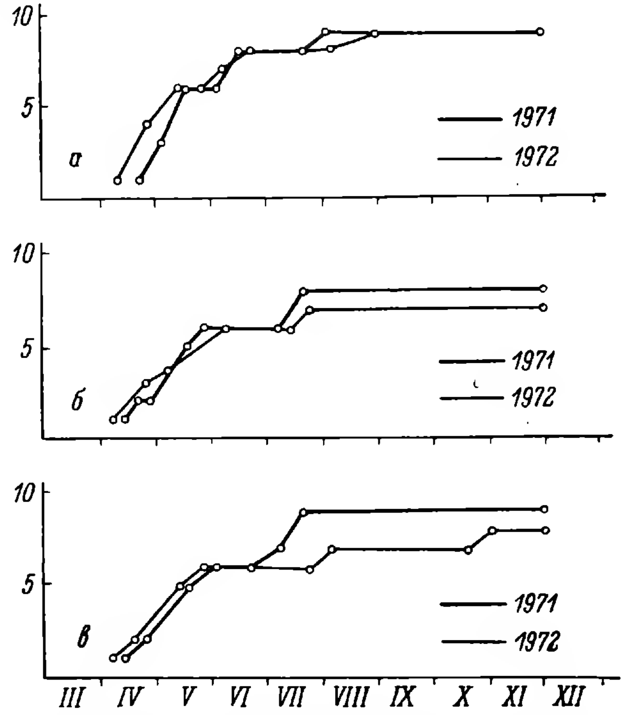


Рис. 1. Динамика числа почечных членов пазушной почки 2—3-го узлов у видов *Acer* в 1971 и 1972 гг. по наблюдениям в Херсоне.

а — *A. pseudoplatanus*; *б* — *A. platanoides*; *в* — *A. campestre*. *По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* — число почечных членов.

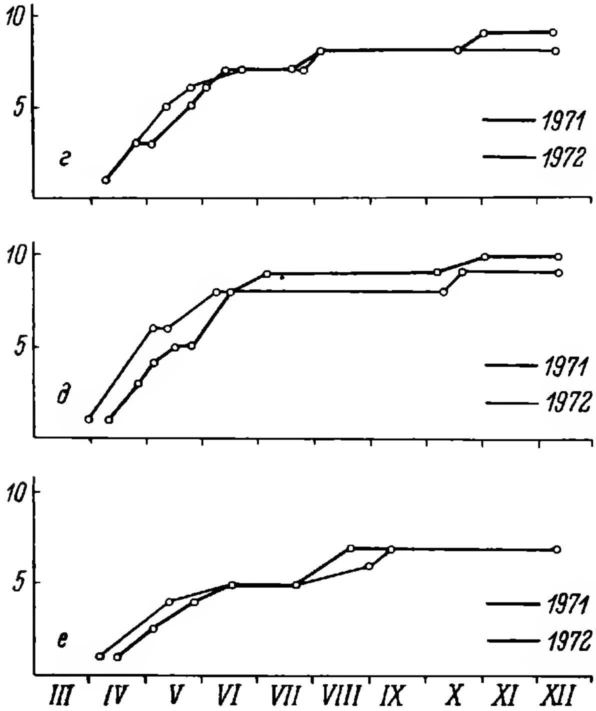


Рис. 2. Динамика числа почечных членов пазушной почки 2—3-го узлов у видов рода *Acer* в 1971 и 1972 гг. по наблюдениям в Херсоне.

г — *A. ginnala*; *д* — *A. tataricum*; *е* — *A. negundo*. Обозначения те же, что на рис. 1

Анализ внутрипочечного роста показал, что изученные виды клена значительно различаются по ритму, темпам и срокам образования метамеров. Начало образования первой пары примордиев почки, начало ее дифференциации у изученных видов по наблюдениям 1971 и 1972 гг. приходится на конец марта—начало апреля (табл. 2, рис. 1 и 2). Наиболее раннее появление первых примордиев отмечено у *A. tataricum* и *A. negundo*. Позднее наблюдалось появление первых примордиев у *A. pseudoplatanus* и видов секции *Platanoidea*. В 1972 г. благодаря более раннему приходу теплой погоды у большинства видов клена, за исключением *A. ginnala*, формирование почек началось раньше обычного на 8—10 дней.

ТАБЛИЦА 2

Формирование вегетативных почек у видов *Acer* по наблюдениям 1971 и 1972 гг.

Сроки и особенности формирования почек	*A. platanoides*	*A. campestre*	*A. pseudoplatanus*	*A. ginnala*	*A. tataricum*	*A. negundo*
Сроки формирования (декада месяца)						
начало:						
1971 г.	2 (IV)	2 (IV)	2 (IV)	1 (IV)	I (IV)	1 (IV)
1972 г.	1 (IV)	1 (IV)	1 (IV)	1 (IV)	3 (III)	3 (III)
окончание:						
1971 г.	2 (VII)	2 (VII)	1 (VIII)	1 (XI)	1 (XI)	2 (VIII)
1972 г.	3 (VII)	1 (XI)	3 (VIII)	1 (VIII)	3 (X)	1 (IX)
Длительность первой основной фазы дифференциации почки, в декадах						
1971 г.	6	6	4	8	10	8
1972 г.	7	7	4	9	8	9
Число пар примордиев, заложенных на основной фазе	6	6	6	7	8	5
Число выявленных периодов покоя						
1972 г.	1	1	2	2		1
1972 г	1	2	2	1	1	1
Средняя величина пластохрона, в днях						
1971 г.						
на основной фазе	8	10	5	11	11	16
при образовании чешуй	8	9	5	11	10	13
при образовании листьев и переходных форм	17	15	19	39	49	25

Окончание процесса дифференциации почки происходило у разных видов в различные сроки вегетационного периода, изменяясь в ряде случаев и по отдельным годам. В 1971 г. дифференциация почек закончилась во 2-й декаде июля у видов секции *Platanoidea*, в 1-й декаде августа у *A. pseudoplatanus*, во 2-й декаде августа у *A. negundo* и в 1-й декаде ноября у видов секции *Trilobata*. В 1972 крайне засушливом году процесс образования новых метамеров у большинства видов имел растянутый характер; время дифференциации почек удлинилось на 1 декаду у *A. pseudoplatanus* и *A. negundo*, на длительный срок у *A. campestre*. В то же время *A. tataricum* прекратил дифференциацию своих почек на 1 декаду, а *A. ginnala* на 2 месяца раньше в сравнении с 1971 г.

К моменту перехода в глубокий покой в почке имелись все почечные чешуи, иногда 1 пара переходных форм листьев и 2—5 пар примордиальных листьев.

В течение вегетационного периода образование метамеров почки у всех видов несколько раз замедлялось, и заложение смежных зачатков разделяли большие паузы, интервалы, длительностью в 2—5 и более пластохронов, — периоды летнего покоя (Шилова, 1969). В 1971 г. по одной такой паузе имели клены секции *Platanoidea*, а также *A. tataricum* и *A. negundo*. Две паузы были отмечены у *A. pseudoplatanus* и *A. ginnala*. В 1972 г. у большинства изученных видов наблюдалось аналогичное число пауз. Исключением явились *A. campestre*, у которого число пауз увеличилось на одну, и *A. ginnala*, у которого число пауз сократилось до одной.

Основная масса метамеров почки, все чешуи, переходные формы листьев, а у некоторых видов и часть примордиальных листьев, как в 1971, так и в 1972 г. закладывались до наступления первой паузы. Этот период в формировании почек целесообразно выделить как первую основную фазу дифференциации почек. Длительность основной фазы определяется началом процесса формирования почки до наступления первой паузы. Изученные виды клена в значительной мере различаются по длительности этой фазы. В 1971 г. первая фаза дифференциации почки длилась у *A. platanoides* и *A. campestre* 6 декад, у *A. pseudoplatanus* 4 декады, у *A. ginnala* и *A. negundo* 8 декад и у *A. tataricum* 10 декад. В 1972 г. длительность этой фазы у всех видов, за исключением *A. tataricum*, оказалась более растянутой. Однако как в 1971, так и в 1972 г. окончание ее и переход к первой паузе совпали с заложением определенной пары примордиев. У клена остролистного в 1971 и 1972 гг. первая пауза наступила при закладке 6-й пары примордиев и длилась около 4 декад. К этому времени образовывались все чешуи, переходные формы листьев и 1 пара примордиальных листьев. У *A. campestre* первая пауза в 1971 и 1972 гг. наступила также после заложения 6-й пары примордиев. Однако длительность ее в 1972 г. оказалась растянутой до 6 декад. Образование последующей пары примордиальных листьев сопровождалось второй продолжительной (до 7 декад) паузой, завершившейся закладкой последней пары примордиев. В 1971 г. после сравнительно краткой первой паузы наблюдалось интенсивное образование примордиальных листьев. Очевидно, что у *A. campestre* неблагоприятные погодные условия 1972 г. вызвали удлинение процесса дифференциации почки. Это в свою очередь и объясняет появление дополнительной паузы между двумя последними метамерами, образование которых проходило вяло и нечетко. У *A. pseudoplatanus* как в 1971, так и в 1972 г. наблюдались две хорошо выраженные тождественные паузы. Первая пауза наступала после закладки 6-й пары примордиев и длилась непродолжительное время, около 2 декад. Вторая пауза наступила после образования 8-й пары примордиев и была более продолжительной, особенно в 1972 г. (около 5 декад). У *A. ginnala* в 1971 г. выявилось 2 периода покоя. Первая пауза наблюдалась после образования 7-й пары примордиев и длилась более 3 декад. Вторая пауза, наступившая после заложения 8-й пары примордиев, завершилась поздно осенью образованием новой пары примордиев. В 1972 г. вторая летняя пауза перешла без пробуждения в зимний покой. У *A. tataricum* первая пауза в 1971 г. наступила после образования 9-й пары примордиев, а в 1972 г. — после 8-й пары и длилась продолжительное время (более 10 декад). Лишь поздно осенью пауза прерывалась образованием дополнительной пары примордиев. У *A. negundo* первая пауза в 1971 и 1972 гг. наступала одновременно, после дифференциации 5-й пары примордиев, и длилась около 3 декад.

Наступление периодов покоя в процессе дифференциации почечных метамеров у рассмотренных видов четко связывается с образованием определенной пары примордиев. Первая пауза хорошо выражена у всех видов. Вторая паузв обнаруживается у некоторой части видов. Она четко выражена у *A. pseudoplatanus*, у *A. ginnala* в неблагоприятные годы она может перейти в зимний покой. Различна и продолжительность пауз в процессе формирования почек у отдельных видов. Первый период покоя по сравнению со вторым обычно короче, но выражен стабильнее и продолжается не менее двух декад у *A. campestre* и *A. pseudoplatanus*, не менее трех декад у *A. ginnala* и *A. negundo*, не менее четырех декад у *A. platanoides* и свыше пяти декад у *A. tataricum*.

В неменьшей степени изученные виды клена различаются и по темпам образования метамеров в почке на различных фазах ее дифференциации. Как отмечалось выше, на первой фазе закладывается основная часть метамеров почки. Величина пластохрона в этот период у изученных видов наименьшая и колеблется в пределах 5—16 дней (табл. 2). В заключительный период формирования вегетативной почки, когда происходит заложение примордиальных листьев, величина пластохрона сильно варьирует и достигает вследствие длительных пауз большой величины (15—49 дней). Более мезофильные виды секции *Platanoidea* и *Gemmata* имеют наименьший пластохрон как на основной фазе, так и в заключительный период дифференциации почек. Учитывая, что более ксерофильные виды секции *Trilobata* и *Negundo* обнаруживают сравнительно медленные темпы формообразования, отметим, что в пределах рода *Crataegus* Н. В. Шилова (1969) наблюдала противоположное явление. Объяснить такое несоответствие можно лишь разными путями эволюционной адаптации этих таксонов, различием их генезиса.

Таким образом, изученные 6 видов рода *Acer* в определенной мере различаются между собой как по емкости (Серебрякова, 1971) вегетативных почек, так и по особенностям их формирования. Эти различия связаны с особенностями филогенеза видов, с особенностями их адаптивной эволюции в условиях своих ареалов. Сравнительно большое число почечных чешуй у всех рассматриваемых видов рода, характер их почкосмыкания свидетельствуют об их приспособленности к перенесению неблагоприятных погодных условий. Наименьшее число чешуй имеет *A. negundo* из Атлантическо-Североамериканской флористической области. Ареал этого вида расположен в пределах умеренного и субтропического климатических поясов и приурочен в равной мере к природным зонам степи, смешанных широколиственных и вечнозеленых лесов. Районы эти характеризуются как равномерным, так и неустойчивым режимами увлажнения. Все это свидетельствует о широкой экологической адаптации *A. negundo* к условиям сухости и к условиям крайних температур, несмотря на малое число чешуй в почке. Наибольшее количество почечных чешуй имеет вид *A. tataricum* секции *Trilobata*, ареал которого приурочен к областям недостаточного увлажнения зоны степи и лесостепи Евросибирской флористической области. Другой близкий представитель этой секции *A. ginnala*, принадлежащий также к ряду *Tatarica*, имеет сравнительно меньшее число чешуй. Объясняется это, видимо, тем, что ареал *A. ginnala* формировался в условиях муссонного климата зоны смешанных лесов Восточно-азиатской флористической области. Очевидно, что наблюдаемое различие этих видов обязано в определенной мере различию их ареалов по условиям увлажнения. Однако малое число почечных чешуй, наблюдаемое, в частности, у *A. negundo*, не всегда свидетельствует о пониженной устойчивости к неблагоприятным климатическим факторам. Напротив, большое число почечных чешуй у *A. pseudoplatanus*, мезофита из влаголюбивой секции *Gemmata*, не обеспечивает его устойчивость ни к сухости воздуха, ни к воздействиям крайних температур в сравнении хотя бы с *A. platanoides* из секции *Platanoidea*. Следовательно, число почечных чешуй у изученных видов не всегда может служить надежным показателем устойчивости к неблагоприятным воздействиям среды в пределах рода. В определенной мере этот признак применим в пределах секции и ряда.

Обнаруженные стабильные паузы в процессе формирования вегетативных почек у видов *Acer* обычно превышают пластохрон в 3—5 раз и, согласно Шиловой (1969), должны быть отнесены к категории облигатных. Особенно это касается первой паузы, время проявления которой и длительность были сравнительно постоянны в погодных условиях разных лет. Обнаружение у ряда видов второй паузы дает основание предполагать, что многопаузный ритм формирования почки вырабатывался у тех групп клена, эволюция которых протекала в условиях достаточного увлажнения при длительном периоде вегетации. С другой стороны, у *A. campestre*, ареал которого приурочен к зоне широколиственных и вечнозеленых лесов в районах с жарким сухим летом Евросибирской и Средиземноморской флористических областей, вторая пауза наблюдалась лишь в условиях засухи 1972 г. Очевидно, что в отдельных случаях переход к многопаузности ритма развития почек является адаптацией к неблагоприятным погодным условиям.

Анализ продолжительности первой, основной, фазы дифференциации почки у изученных видов показывает, что более мезофильные виды скорее переходили к паузе по сравнению с ксерофитными видами (табл. 2). Соответственно у этих видов различаются и темпы органогенеза вегетативной почки на указанной фазе. Особенно четко это выражено при дифференциации почечных чешуй. Наиболее высокие темпы образования почечных чешуй наблюдались в секции *Gemmata*, несколько ниже они были в секции *Platanoidea*, еще ниже в секции *Trilobata*. Наиболее медленные темпы заложения чешуй наблюдались у видов секции *Negundo*. Эти различия безусловно связаны с особенностями генезиса этих секций. Если сравнить положение секций по схеме филогенетических связей в роде *Acer* (Пояркова, 1933), то можно отметить тенденцию к замедлению темпов заложения почечных чешуй в более продвинутых филогенетически секциях. Учитывая особенности экологии этих таксонов, можно предположить, что эволюция их проходила в направлении ксерофитизации. Темпы формообразования переходных форм и листьев у рассмотренных видов различаются еще больше. Значительные различия наблюдаются и в пределах секций. В целом более высокие темпы имеют мезофильные виды.

Таким образом, выявленные особенности и различия в строении и формировании вегетативных пазушных почек у 6 видов рода *Acer* в определенной мере связаны с их экологией и филогенезом. Число защитных чешуй в почках, темпы их дифференциации в наибольшей степени соответствуют экологическому прошлому генезиса исходных форм, но не отражают в достаточной мере экологическую дифференциацию таксонов в настоящее время. Признаки эти могут иметь большее значение в систематике отдельных секций и меньшее — в систематике отдельных рядов и видов. Ритм внутрипочечного роста, число пауз, длительность первой основной фазы роста сравнительно четко выражают экологические особенности изученных видов и хорошо отражают экологическую дифференциацию видов в пределах ряда. Различие ритма у видов одной секции, одного ряда свидетельствует о выраженной экологической адаптации их в процессе эволюции в условиях своего ареала (*A. platanoides* и *A. campestre* из секции *Platanoidea*, *A. ginnala* и *A. tataricum* из ряда *Tatarica* секции *Trilobata*).

В заключение отметим, что все изученные виды различаются по числу метамеров в почке, по числу примордиальных листьев. Число чешуй в почках не отражает экологические особенности изученных видов, в отдельных случаях этот признак применим лишь в пределах секций и рядов. Процесс формирования вегетативной почки имеет сложный характер, сложную ритмику. Скорость заложения примордиев в течение сезона непостоянна. Процесс образования новых листовых зачатков в почке прерывается у изученных видов 1—2 раза в течение сезона длительными паузами стабильного характера, независимо от погодных условий разных лет.

У всех видов рода *Acer* четко выражена первая пауза в развитии почки, наступление которой связывается с образованием определенной пары примордиев (той или иной в зависимости от вида). Вторая пауза — более длительная, но менее стабильная, одни и те же погодные условия могут ее вызвать у одних видов и подавить у других. Как мы уже отмечали, возможно, что многопаузный характер внутрипочечного роста является эволюционной адаптацией вида в одном случае к условиям длительного влажного лета (мезофиты), с другой стороны — к условиям длительных летних засух (ксерофиты). Данные нашего исследования подтверждают представление о стабильности и специфичности ритмики сезонного развития побега на ранних фазах его роста.

ЛИТЕРАТУРА

Грудзинская И. А. (1964). Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба *Quercus robur* L. Бот. ж., 49, 3. — Кабулов С. (1969). Ритм формирования почек у видов клена, интродуцируемых в Каракалпакии. Вестн. Каракалп. ФАН УзбССР, 3, 37. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1965). О разнолистности у сеянцев некоторых древесных растений. Бот. ж., 50, 5. — Кохно Н. А. (1968). Интродукция кленов на Украине. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer*. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 1. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Шилова Н. В. (1962). Темп и ритм формирования элементов вегетативной почки у некоторых *Andromedoideae* (Drude) E. Busch. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21. — Шилова Н. В. (1969). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. Бот. ж., 54, 8.

Херсонский
педагогический институт.

Получено 30 V 1973.

УДК 581.526.53 (574)

В. Г. Каплин, Г. Т. Кандалова

О ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ИЛАКОВО-РАЗНОТРАВНО-ОДНОЛЕТНЕСОЛЯНКОВЫХ ЧЕРНОСАКСАУЛЬНИКОВ ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

V. G. KAPLIN AND G. T. KANDALOVA. ON THE HORIZONTAL STRUCTURE OF SEDGE-HERBACEOUS-ANNUALSALTWORT BLACK SAXAUL COMMUNITIES OF EASTERN KARAKUMS

В работе рассматриваются особенности горизонтальной структуры илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников, широко распространенных в Восточных Каракумах. По материалам, собранным в Репетекском заповеднике, в фитоценозах указанных саксаульников выделены черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым, черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый и черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый микрофитоценозы. Формирование микрофитоценозов объясняется неоднородностью возрастной структуры популяции эдификатора *Haloxylon ammodendron*. Илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники представляют собой закономерное сочетание названных микрофитоценозов. В работе также показано, что микрофитоценозы в свою очередь имеют довольно сложную структуру.

В Восточных Каракумах широко распространены бело- и черносаксаульники. Белосаксаульники с *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. используются как пастбища для овец, а черные саксаульники с *H. ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge имеют большое значение в топливном хозяйстве коренного населения. Саксаульники Восточных Каракумов к настоящему времени сильно истощены. Для правильной организации выпаса овец в белосаксаульниках и заготовки топлива в черносаксаульниках крайне необходимо изучение структуры фитоценозов указанных формаций.

Изучение структуры фитоценозов пустынь, кроме практического, имеет большой научный интерес, а также и методический, поскольку пустынные фитоценозы имеют более простую структуру по сравнению со степными или лесными; на примере пустынных фитоценозов в более короткий срок и при меньших затратах труда можно выявить закономерности сложения фитоценоза, понять суть фитоценотических отношений между популяциями различных видов растений.

Специальных работ по изучению структуры саксауловых фитоценозов, насколько нам известно, не проводилось. В работах многих исследователей приводятся краткие сведения о зависимости характера растительного покрова черносаксаульников от степени их сомкнутости и полноты древостоя (Благовещенский, 1941; Родин и Мирошниченко, 1968; Мирошниченко и Тогызаев, 1972, и др.). Наиболее полно эта закономерность рассматривается в работе В. А. Дубянского (1928). На участках с густыми черносаксаульниками, по его данным, происходит уплотнение песка вследствие воздействия на него саксаула, изреживание и исчезновение песчаной осоки, на смену которой приходят галофиты. Возобновление саксаула на таких участках невелико, более обильный подрост саксаула развивается на участках с разреженными саксаульниками и с разрыхленной почвой. В этой же работе указывается и на своеобразие подкроновых группировок черного саксаула. О мозаичности травянистого покрова в саксаульниках писали и другие исследователи (Ротшильд, 1960; Родин, 1963). Довольно подробно мозаичность рассматривается в работе П. Д. Гунина, М. Ишанкулиева и Р. Тогызаева (1972б), которые детально анализируют обусловливающие ее причины. Однако указанные работы не позволяют понять закономерностей горизонтального сложения саксауловых фитоценозов.

В данной статье делается попытка анализа горизонтальной структуры сложившегося илаково-разнотравно-однолетнесолянкового черносаксаульника.[1] Материал собран в 1971—1972 гг. на территории Репетекского заповедника в ландшафте крупногрядовых песков (Гунин и др., 1972а). Для ландшафта характерны асимметричные песчаные гряды субмеридианного направления. Восточные склоны гряд пологие, западные — крутые. К западным склонам примыкают долинообразные понижения с черносаксаульниками. Грунтовые воды пресные или слабосолоноватые, залегают на небольшой глубине, 5—10 м (Гунин и др., 1972а). Этим объясняется приуроченность черных саксаульников к долинообразным понижениям (Петров, 1935).

По долинообразным понижениям в Репетекском заповеднике наиболее распространены илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники. В древесно-кустарниковом ярусе, кроме черного саксаула, встречается лишь кандым *Calligonum setosum* Litv. В травяном покрове обычны илак *Carex physodes* Bieb., *Kochia schrenkiana* (Moq.) Iljin, *Suaeda lipskyi* Litv., *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., *Matricaria lamellata* Bunge, *Schismus arabicus* Nees и др.

В одном из таких черносаксаульников, в 3 км севернее центральной усадьбы заповедника, был выбран модельный участок площадью в 1 га. С помощью теодолита, кольев и мерной ленты участок был разбит на квадраты площадью 100 м². На план в масштабе 1 : 200 были нанесены с инструментальной точностью все особи черного саксаула и кандыма щетинистого. Точкой отмечался центр куста и зарисовывалась горизонтальная проекция кроны. Каждой особи присваивался определенный порядковый номер. Одновременно производилось измерение и запись в таксационном журнале высоты кустов, диаметров крон, диаметров стволов у поверхности земли, высот нижних границ крон. Отмечалось также количество стволов в кусте, состояние и степень плодоношения особей. Состояние оценивалось по пятибалльной шкале: сухие особи — 1, состояние особей неудовлетворительное — 2, удовлетворительное — 3, хорошее — 4, отличное — 5; плодоношение — по шестибалльной шкале: не плодоносящие особи — 0, особи с единичными плодами — 1, особи плодоносят слабо — 2, удовлетворительно — 3, хорошо — 4, обильно — 5.

Кроме того, на план наносились все пни и упавшие особи. Более чем для 200 особей по методике В. М. Арциховского (1933) был определен возраст.

В камеральных условиях с помощью палетки были вычислены площади горизонтальных проекций крон кустарников. Для подроста саксаула и кандыма щетинистого с кроной правильной формы площадь проекции кроны вычислялась по ее диаметру.

При исследовании горизонтального распределения трав в фитоценозе прежде всего обращалось внимание на популяции наиболее обычных видов трав: илака, однолетних солянок, ромашки и др. Для указанных видов определялась численность вегетирующих особей на 1 м² в межкроновых и подкроновых пространствах. С этой целью на профилях длиной

---

[1] Авторы выражают искреннюю признательность Н. Т. Нечаевой и Е. Г. Мяло за ряд важных замечаний.

8—10 м от центра куста по направлению к межкроновому пространству закладывалась серия площадок по 0.16 м² или по 0.25 м².

При анализе популяции эдификатора сообщества черного саксаула с помощью вариационной кривой были выделены возрастные группы. Анализ показал, что при общей численности саксаула в 853 особи на 1 га сухие составляют 7.5%. Среди вегетирующих особей по численности преобладает подрост до 10-летнего возраста (66.8%). Довольно значительно участие в популяции особей 11—17-летнего возраста (29%). Особи старше 17 лет составляют около 5.0%.

Следующей задачей было выяснение пространственного распределения возрастных групп черного саксаула. Анализ показал, что они образуют в фитоценозе закономерные сочетания с господством одной из возрастных групп. На одних участках заметно преобладание более старых экземпляров саксаула при незначительном участии подроста. Выделялись участки с господством подроста до 10-летнего возраста; удалось также выявить участки с обилием пней, упавших саксаулов и подроста.

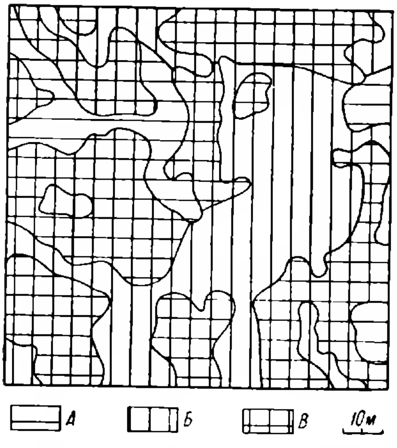


Рис. 1. Горизонтальная структура одного из участков илаково-разнотравно-однолетнесолянкового черносаксаульника.

Микрофитоценозы: *А* — черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым; *Б* — черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый; *В* — черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый.

При анализе популяций других видов илаково-разнотравно-однолетнесолянкового черносаксаульника было установлено, что все они играют подчиненную роль в сообществе. Их состав и структура находятся в строгом соответствии с пространственным распределением возрастных групп саксаула. Иными словами, неоднородность возрастного состава популяции эдификатора определяет формирование структурных частей фитоценоза — микрофитоценозов в понимании И. Т. Ивановой, П. Д. Ярошенко и К. П. Берстюковой (1963). Особи конкретных видовых популяций могут входить в один, несколько или во все микрофитоценозы сообщества, но в последних случаях они различаются по численности, возрастному составу, состоянию, плодоношению и т. д.

В изучаемом илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике нами были выделены три типа микрофитоценозов: черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым, черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый и черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый. Пространственное распределение выделенных микрофитоценозов показано на рис. 1.

Черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым (Haloxylon ammodendron—Calligonum setosum—Carex physodes) **микрофитоценоз** занимает 10.9% площади модельного участка. Фрагмент этого микрофитоценоза представлен на рис. 2, *А*. В древесно-кустарниковом ярусе, кроме черного саксаула, обычен кандым щетинистый. Численность вегетирующих особей черного саксаула в пересчете на 1 га составляет 1545.8, средняя численность сухих особей саксаула 9.2 на 1 га (табл. 1). Численность подроста до 10-летнего возраста составляет 1527.4 ± 10 экз. на 1 га. Общая площадь проекций крон. саксаула незначительна (5.0%). Практическое отсутствие взрослых особей черного саксаула в микрофитоценозе определяет значительное участие в нем кандыма щетинистого. Средняя численность кандыма здесь составляет 83 особи на 1 га; почти все они находятся в удовлетворительном состоянии, плодоносит более 75% кустов (табл. 2).

Характер древесно-кустарникового яруса в микрофитоценозе определяет состав травяного яруса. В травяном покрове господствует илак.

В подкроновых пространствах кустов старше 10 лет обычны кохия и сведа. Численность илака превышает 200 особей на 1 м² (рис. 3, *А*).

Следует отметить, что степень выраженности подкронового пятна зависит при прочих равных условиях от возраста черного саксаула. Детальный анализ растительности подкроновых пятен является предметом специальной статьи, заметим лишь, что подкроновое пятно начинает формироваться при 3—5-летнем возрасте саксаула. Вначале вытесняется илак из пристволовой части и формируется мертвопокровное пространство, иногда здесь встречаются отдельные экземпляры *Salsola praecox* Litv. С возрастом площадь проекций крон, препятствующих испарению влаги с поверхности почвы, увеличивается, влажность почво-грунтов повышается, засоление их с накоплением, разложением и минерализацией опада растет, и здесь появляются сначала кохия, затем сведа. По периферии пятен становится обычной ромашка. Структура подкроновых пятен со временем усложняется. Для каждой возрастной группы особей черного саксаула характерен вполне определенный облик подкронового

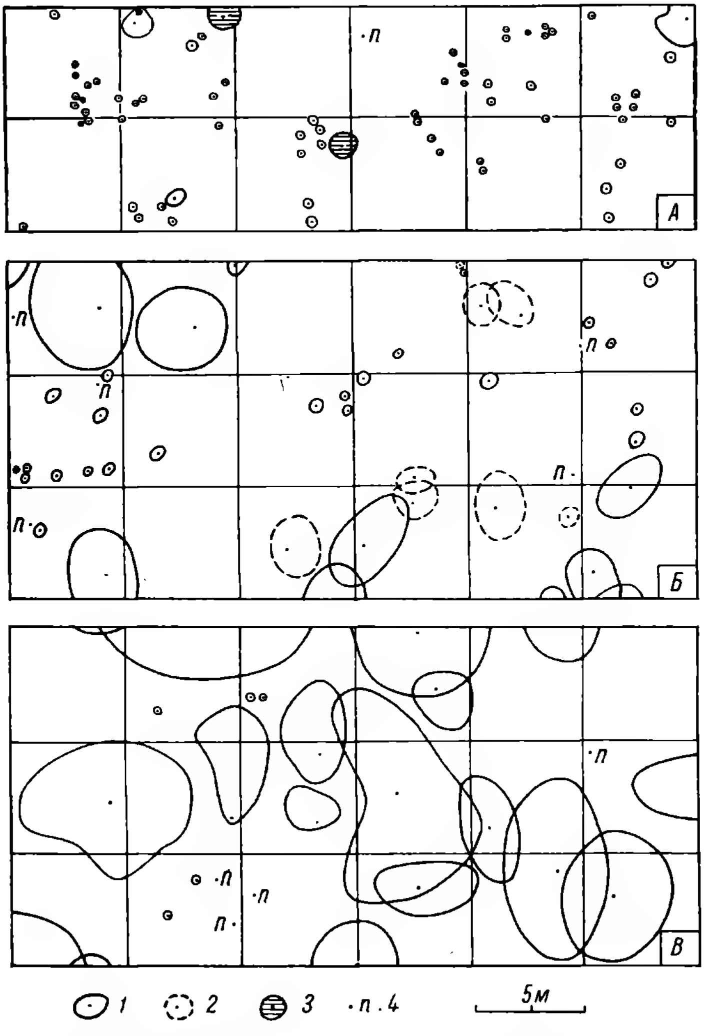


Рис. 2. Горизонтальные проекции крон кустарников в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике.

1 — вегетирующие особи черного саксаула *Haloxylon ammodendron*; *2* — сухие особи черного саксаула; *3* — вегетирующие особи кандыма *Calligonum setosum*; *4* — пни и упавшие особи саксаула. *А*, *Б*, *В* — то же, что и на рис 1.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика популяции *Haloxylon ammodendron* в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике

Микрофитоценоз	Классы по возрасту	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Средняя площадь проекции кроны, м²	Численность вегетирующих особей		Численность сухих особей		Сумма площадей сечения стволов, м²	Сумма площадей проекций крон, %	Состояние, баллы	Плодоношение, баллы	Численность плодоносящих особей, %
						количество особей на 1 га	% от общего числа особей	количество особей на 1 га	% от общего числа особей					
Черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым	I	1—5	0.4	1.0	0.17	1380.0	89.3	9.2	100	0.15	2.4	3.7	0.0	0.0
	II	6—10	1.0	3.4	1.1	147.4	9.5	0.0	0.0	0.19	1.6	3.5	0.0	0.0
	III	11—17	3.6	15.6	5.2	18.4	1.2	0.0	0.0	0.66	1.0	3.5	2.5	100
	В целом по микрофитоценозу		0.5	1.4	0.3	1545.8	100	9.2	100	1.0	5.0	3.7	0.03	1.2
Черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый	I	1—5	0.4	0.9	0.16	768.3	81.6	8.5	11.3	0.06	1.2	3.4	0.0	0.0
	II	6—10	1.3	4.2	1.8	53.7	5.8	21.5	28.5	0.14	1.4	2.7	0.2	15.0
	III	11—17	3.3	15.4	7.9	112.8	12.0	45.6	60.2	3.8	12.5	2.4	1.8	81.2
	IV	18—25	5.3	28.4	13.7	5.4	0.6	0.0	0.0	0.24	0.7	2.0	2.0	100
	В целом по микрофитоценозу		0.9	3.6	1.6	940.2	100	75.6	100	4.2	15.8	3.2	0.2	11.2
Черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый	I	1—5	0.4	0.9	0.14	84.9	16.2	0.0	0.0	0.01	0.1	3.6	0.0	0.0
	II	6—10	1.5	6.4	2.5	23.1	4.4	3.9	5.9	0.02	0.7	2.8	0.3	25.0
	III	11—17	3.8	16.2	9.8	357.0	68.1	56.0	85.2	13.2	40.5	2.7	2.3	94.1
	IV	18—25	4.7	31.2	14.9	54.0	10.2	5.8	8.9	5.2	8.9	2.7	2.1	86.0
	V	26—35	4.2	53.2	23.9	5.8	1.1	0.0	0.0	1.4	1.4	3.0	3.7	100
	В целом по микрофитоценозу		3.3	15.4	8.7	524.8	100	65.7	100	19.8	51.6	2.9	1.8	75.1
В среднем, по фитоценозу	I	1—5	0.4	0.9	0.16	480.0	60.8	4.0	6.4	0.02	0.7	3.5	0.0	0.0
	II	6—10	1.3	4.5	1.7	48.0	6.0	10.0	15.9	0.13	1.0	3.0	0.2	12.5
	III	11—17	3.7	15.5	9.4	229.0	29.0	46.0	73.0	8.9	25.7	2.7	2.2	93.0
	IV	18—25	4.7	30.9	14.9	30.0	3.8	3.0	4.7	2.8	4.8	2.6	2.0	86.8
	V	26—35	4.2	53.2	23.9	3.0	0.4	0.0	0.0	0.8	0.8	3.0	3.7	100
	Общее среднее . .		1.6	7.2	3.9	790.0	100	63.0	100	12.6	33.0	3.2	0.7	31.4

ТАБЛИЦА 2

Таксационная характеристика популяции *Calligonum setosum* в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике

Микрофитоценоз	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны, м²	Численность кустов на 1 га		Состояние, баллы	Плодоношение, баллы	Численность плодоносящих кустов, %
			вегетирующих	сухих			
Черносаксаулово-илаковый с кандымом	0.9	1.8	81	2	2.6	2.1	78.0
Черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый	1.0	1.7	7	1	2.3	0.7	67.0
Черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый	0.8	1.5	1	1	1.5	0.0	0.0
В среднем по фитоценозу	0.9	1.7	12	1	2.5	1.6	77.0

пятна. В черносаксаулово-илаковом микрофитоценозе преобладают мертвопокровные подкроновые пятна, по размерам не превышающие площади проекции кроны. На рис. 3, *А* показан характер распределения численности доминирующих видов трав под кроной 12—14-летнего саксаула и за её пределами.

Таким образом, влияние черного саксаула на нижние ярусы данного микрофитоценоза сказывается лишь в формировании мертвопокровных подкроновых пятен и практически не отражается на межкроновых группировках илака, в которых в свою очередь складываются благоприятные условия для возобновления саксаула. Здесь же поселяется кандым щетинистый, а при значительной площади, занимаемой микрофитоценозом, появляются черкез *Salsola richteri* Kar., чогон *Aellenia subaphilla* C. A. Mey., другие виды кандымов *Calligonum* spp., т. е. в данный микрофитоценоз сравнительно легко внедряются другие древесно-кустарниковые виды растений.

Кроме того, важной особенностью черносаксаулово-илакового микрофитоценоза является практическое отсутствие в нем плодоносящих особей черного саксаула и самая высокая численность его подроста.

Черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый (Haloxylon ammodendron — Carex physodes+Kochia schrenkiana+Matricaria lamellata+Suaeda lipskyi+Londesia eriantha+Schismus arabicus) **микрофитоценоз** занимает на модельном участке 37.3% его площади. Это один из наиболее сложных микрофитоценозов. Его фрагмент представлен на рис. 2, *Б*. Общая численность черного саксаула здесь составляет 940.2 экз. на 1 га, 822.0 из них — подрост до 10-летнего возраста (табл. 1). Особи саксаула 11—17 лет составляют 12.0%. Численность сухих саксаулов — более 75 на 1 га. Сумма площадей проекций крон не превышает 15.8%. Состояние вегетирующих саксаулов удовлетворительное, из них плодоносит 12.1%. Для данного микрофитоценоза характерно обилие пней и упавших особей (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Численность пней и упавших особей саксаула в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике на 1 га

Микрофитоценоз	Количество экземпляров
Черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым	46.1
Черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый	187.5±84.6
Черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый	113.4±39.6
В среднем по фитоценозу	115.7

В отличие от вышерассмотренного микрофитоценоза изменение возрастной структуры популяции эдификатора в данном микрофитоценозе резко сказывается на популяции кандыма щетинистого. Здесь он довольно редок, 8 особей на 1 га. Состояние большинства кустов неудовлетворительное, плодоносит 67% особей (табл. 2). Реакция травяного покрова на изменение возрастного состава популяции эдификатора в микрофитоценозе выражается в значительном распространении галофитов в межкроновом пространстве, главным образом кохии. Структура подкроновых пятен сложная. Здесь обычны кохия, сведа, ромашка, шисмус, а под засыхающими кустами — лондезия (рис. 3, *Б*). Численность илака в межкроновом пространстве менее 150 особей на 1 м². Подрост черного саксаула чаще всего приурочен к пятнам илака с более рыхлой почвой.

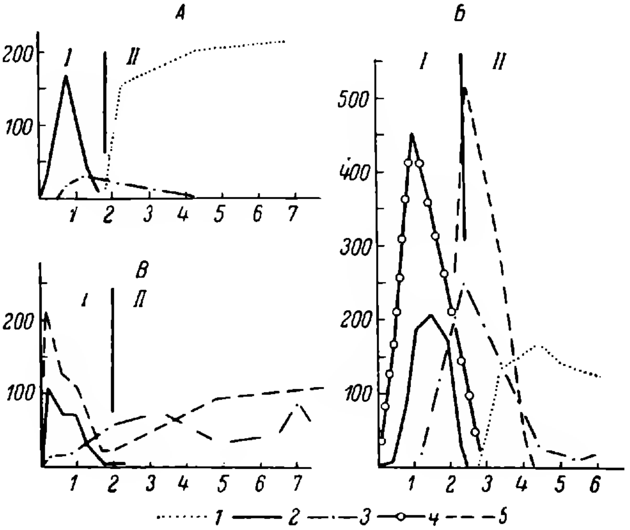


Рис. 3. Численность некоторых широко распространенных трав в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике (по данным 40 площадок 0.16 м²).

I — в подкроновом пространстве; *II* — в межкроновом пространстве. *По оси ординат* — количество вегетирующих особей на 1 м²; *по оси абсцисс* — расстояние от центра куста (м). 1 — *Carex physodes*; 2 — *Suaeda lipskyi*; 3 — *Kochia schrenkiana*; 4 — *Londesia eriantha*; 5 — *Matricaria lamellata*. *А*, *Б*, *В* — обозначения те же, что и на рис. 1.

Формирование рассматриваемого микрофитоценоза в сообществе представляет собою сложный процесс. В данном микрофитоценозе, по нашим наблюдениям, встречаются участки, представляющие варианты дальнейшего развития черносаксаулово-илакового микрофитоценоза, где в популяции эдификатора сообщества со временем значительную долю начинают составлять особи старше 10 лет. Это ведет к увеличению общей площади проекций крон саксаула, росту массы поступающего в почву опада и отпада; идет засоление почво-грунтов не только в подкроновых, но и в межкроновых пространствах, численность илака снижается и появляется кохия. Возобновление саксаула ухудшается. Такие участки легко выделяются на местности по незначительной численности пней, расположенных чаще одиночно, и практическому отсутствию сухих особей саксаула старших возрастов.

С другой стороны, это могут быть участки, являющиеся следствием дальнейшего развития разнотравно-однолетнесолянкового микрофитоценоза, где со временем идет отмирание особей старших возрастов, уменьшение их численности. Это приводит к уменьшению полноты древостоя и общей площади проекций крон, а, как известно, та или иная разновидность почв в черносаксаульниках развивается в зависимости от полноты и характера древостоя (Благовещенский, 1941; Зонн и Леонтьев, 1942; Гунин и др., 1972а). Изреживание черносаксаульников ведет к рассолению почво-грунтов и появлению илака в межкроновых пространствах. На местности такие участки легко узнаются по обилию пней, чаще располагающихся группами, по высокой численности сухих особей саксаула старших возрастов.

Черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый (Haloxylon ammodendron—Suaeda lipskyi+Matricaria lamellata+Kochia schrenkiana+Londesia eriantha) микрофитоценоз занимает 51.8% площади модельного участка. Его фрагмент показан на рис. 2, *В*. По сравнению с другими микрофитоценозами он наиболее сформирован. Численность черного саксаула здесь составляет 524.8±94.2 особи на 1 га (табл. 1). Возобновления почти нет. Подроста около 100 особей на 1 га. Численность же плодоносящих саксаулов составляет 75.1 ±5.0% от общего числа особей. Преобладают экземпляры саксаула в возрасте 11—25 лет (78.3%). Общая площадь проекций крон саксаула составляет 51.6%. Кандым щетинистый отсутствует, лишь изредка встречаются засыхающие или сухие кусты этого вида. Подкроновые пятна в данном микрофитоценозе значительно превышают площадь проекции крон, они как бы смыкаются и образуется травяной ярус с господством галофитов. В межкроновых пространствах наряду с кохией обычна ромашка, реже сведа (рис. 3, *В*). Илак отсутствует. Верхние слои почвы плотные, и это одна из основных причин отсутствия возобновления черного саксаула в микрофитоценозе.

Выделение подкроновых группировок здесь довольно сложно. Часто по составу они практически не отличаются от травяных группировок межкроновых пространств, т. е. в данном микрофитоценозе под влиянием черного саксаула формируется однородный травяной ярус с господством галофитов, что свидетельствует о большей сформированности черносаксаулово-разнотравно-однолетнесолянкового микрофитоценоза по сравнению с другими микрофитоценозами.

Выводы

1. Среди черносаксауловых сообществ Восточных Каракумов наиболее сформированными являются илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники.

2. Указанные сообщества имеют сложную горизонтальную структуру. В фитоценозах илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Репетекского заповедника четко выделяются следующие микрофитоценозы: черносаксаулово-илаковый с кандымом щетинистым, черносаксауловый илаково-разнотравно-однолетнесолянковый, черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый.

3. Формирование микрофитоценозов обусловлено неоднородностью возрастной структуры популяции эдификатора сообщества — черного саксаула.

4. Каждый микрофитоценоз имеет довольно сложную горизонтальную структуру. Она характеризуется, во-первых, вполне определенным набором подкроновых группировок, каждая из которых связана с одной из возрастных групп черного саксаула, во-вторых, своеобразием межкроновой растительности, которое обусловлено характером сочетаний возрастных групп эдификатора.

5. Микрофитоценозы илаково-разнотравно-однолетнесолянкового черносаксаульника образуют единый ряд развития от несовершенных черносаксаулово-илаковых микрофитоценозов до наиболее сформированных черносаксаулово-разнотравно-однолетнесолянковых. В черносаксаулово-илаковом микрофитоценозе складываются наиболее благоприятные условия для возобновления черного саксаула. Черносаксауловый разнотравно-однолетнесолянковый микрофитоценоз характеризуется обилием плодоносящих особей саксаула и практическим отсутствием его возобновления. От направленности развития черносаксауловых илаково-разнотравно-

однолетнесолянковых микрофитоценозов зависит формирование черносаксаулово-илаковых или черносаксаулово-разнотравно-однолетнесолянковых. Кроме того, хорошее возобновление и значительная численность плодоносящих особей саксаула в данном микрофитоценозе способствуют более устойчивому существованию всего фитоценоза.

6. Из вышеизложенного очевидно, что искусственные или естественные изменения в одном из микрофитоценозов поведут к перестройке фитоценоза в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1933). Физиология репетекских псаммофитов. Тр. по прикл. бот., 1. — Благовещенский Э. Н. (1941). Саксаульники низменных Каракумов. Изв. Всес. геогр. общ., 73, 2. — Гунин П. Д., В. Я. Дарымов и С. В. Вейисов. (1972а). Ландшафтная характеристика Репетекского заповедника. В сб.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. — Гунин П. Д., М. Ишанкулиев и Р. Тогызаев. (1972б). О фитоценологической сложности саксаульников Восточных Каракумов. В сб.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. — Дубянский В. А. (1928). Песчаная пустыня Юго-Восточные Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Зонн С. В. и В. Л. Леонтьев. (1942). О почвообразовательном значении саксаула в песках пустыни Кара-Кум. Почвоведение, 8. — Иванова И. Т., П. Д. Ярошенко и К. П. Берстюкова. (1963). Микрофитоценозы некоторых сообществ хвойно-широколиственных лесов Приморья. Комаровские чтения, 11. — Мирошниченко Ю. М. и Р. Тогызаев. (1972). Закономерности распределения растительности и ее продуктивность в фитоценозах Восточных Каракумов. В сб.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. — Петров М. П. (1935). Экологический очерк растительности Репетекского заповедника. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 4. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Родин Л. Е. и Ю. М. Мирошниченко. (1968). Исследования биологической продуктивности пустынных фитоценозов в Юго-Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 2. — Ротшильд Е. В. (1960). Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников. Бот. ж., 45, 12.

Репетекская
песчано-пустынная станция
Института пустынь
Академии наук Туркменской ССР.

Получено 7 II 1973.

УДК 631.175 : 581.48 : 582.675.1

А. П. Пошкурлат

УРОЖАЙНОСТЬ СЕМЯН *ADONIS VERNALIS* L. В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ И ВОЗРАСТНОМ АСПЕКТЕ

A. P. POSHKURLAT. *ADONIS VERNALIS* L. SEED PRODUCTIVITY IN GEOGRAPHICAL AND AGE ASPECTS

Горицвет весенний *Adonis vernalis* L. — важное лекарственное растение, содержащее гликозиды сердечного действия; заготовки сырья ведутся только с дикорастущих массивов горицвета, ввести его в культуру пока не удалось. В целях сохранения природных массивов этого ценного растения необходимы сведения об устойчивости ценопопуляций и обеспеченности их подростом. Кроме того, для решения проблемы введения в культуру также необходимы наблюдения над естественным возобновлением зарослей.

У горицвета весеннего отсутствуют приспособления к вегетативному размножению, численность популяций пополняется только за счет семенного размножения. Эффективность семенного размножения определяется не только числом опадающих плодов, но также и возможностью их прорастания и закрепления подроста в ценозе. Плод горицвета сборный, состоит из плодиков типа орешков с твердым эндокарпием и высыхающим мезокарпием (Kulpa, 1960).

Сведения в литературе о размножении горицвета очень скупы, нам известны только две работы: З. А. Сарычевой (1967) и Н. П. Строковой (1970). В первой приводятся данные стационарных наблюдений с 1957 по 1962 г. на заповедной Михайловской целине, расположенной на юго-западных склонах Среднерусской возвышенности. Вторая работа также выполнена в стационарных условиях в течение четырех лет, с 1965 по 1968 г. в разных природных зонах Южного Зауралья. Наши стационарные наблюдения ведутся на Стрелецком участке Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина с 1958 г. (Пошкурлат, 1966, 1969). Материал же для данной работы был собран нами в разных географических провинциях во время экспедиционного обследования ресурсов горицвета весеннего в течение 1964, 1965 и 1966 гг. на Ставропольской, Среднерусской и Приволжской возвышенностях, в Высоком Заволжье, в Зауралье, на Барабинской низменности, Салаирской равнине (Верхнеобская провинция) и в Кузнецкой котловине.

Целью нашей работы было определение урожайности горицвета по возрастным группам и установление наличия его всходов в районах с различными природными условиями.

Для определения возрастного состояния горицвета за основу была принята классификация Т. А. Работнова (1950) с некоторыми коррективами; в генеративном периоде мы выделяем три возрастных этапа развития: 1-й — восходящий, 2-й — максимальный и 3-й — нисходящий; особи, находящиеся на разных этапах развития, мы рассматриваем как различные возрастные группы в составе данной популяции.

В возрастную группу растений, находящихся на 1-м, восходящем, этапе развития, входят особи от первого цветения до образования нескольких репродуктивных побегов, разветвленных до осей II порядка. Вначале фертильны только оси I порядка,[1] а у более старших растений и оси II порядка.

Особи, находящиеся на максимальном, втором, этапе развития, имеют плотное расположение побегов, число которых бывает различно в зависимости от конкретных условий среды. Побеги могут быть разветвлены до осей III порядка. Плоды и цветки развиваются только на ветвях первых двух порядков.

К растениям 3-го, нисходящего, этапа развития относятся особи, утратившие плотность расположения побегов, куст их состоит из отдельных в разной степени обособленных партикул, часть побегов находится в вегетативном состоянии, репродуктивные побеги разветвлены до осей II порядка. Цветки образуются только на главных осях, в связи с чем цветков и плодов у растений на нисходящем этапе формируется значительно меньше.

Особи, находящиеся на разных этапах развития, продуцируют различное число плодиков; общая урожайность и продуктивность, помимо ряда экологических факторов, определяется возрастным состоянием популяции, т. е. преобладанием в ней той или иной возрастной группы.

Четырехлетние эксперименты в Центрально-Черноземном заповеднике по проращиванию плодиков, полученных от разновозрастных особей, показали значительную разницу в их всхожести. Плодики растений восходящего и максимального этапов развития давали всхожесть 60—80%, а у стареющих растений нисходящего этапа она была равна 20—30% (Poschkurlat и др., 1973).

Все это подтверждает необходимость изучения семенной продуктивности и урожайности растений с учетом возрастного состояния особей популяции. Семенная урожайность определялась путем подсчета абсолютно всех плодиков, снятых с растений разных возрастных групп на учетной площадке

---

[1] За ось I порядка принимается главная ось побега.

(10×10 м). На этих же площадках, разделив их на метровые квадраты, учитывалось и число проростков. Обычно принимаемую учетную единицу 1 м² для учета горицвета весеннего применить было невозможно в связи с образованием данным растением крупных кустов и редким их стоянием.

Полученные данные по урожайности плодиков горицвета весеннего и числу обнаруженных проростков в различных географических провинциях приводим в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Урожай плодиков (штук) в различных разновозрастных группах *Adonis vernalis* и число проростков в популяциях различных географических провинций
(средние данные от числа учетных площадок 100 м²)

Географическая провинция и год обследования	Число учетных площадок	Среднее число плодиков по возрастным группам: возрастные этапы, 1-й	2-й	3-й	Общая (средняя) урожайность	Среднее число проростков
Ставропольская возвышенность, 1965 г.[1]	4	—	—	—	—	121
Среднерусская возвышенность						
Белгородская обл., 1966 г.	4	1884	1196	1726	4806	6
Курская обл., 1968 г.						
косимая степь	4	397	451	457	1305	3
некосимая степь	3	391	508	268	1167	0
Приволжская возвышенность						
Ульяновская обл., 1965 г.	3	776	1499	887	3162	5
Высокое Заволжье						
Куйбышевская обл., 1965 г.	3	3790	6733	5789	16312	21
Зауралье						
Башкирская АССР, 1965 г.	2	483	682	438	1603	0
Барабинская низменность						
Омская и Новосибирская обл., 1964 г.	4	434	2046	322	2802	4
Верхнеобская и Кузнецкая провинции						
Новосибирская и Кемеровская обл., 1964 г.	7	2247	3918	1510	7675	10

---

[1] Учета числа плодиков не было.

При сравнении средней урожайности плодиков горицвета в отдельных географических провинциях видна большая разница в их числе (табл. 1). Наибольшая урожайность, больше 16 000 плодиков на 100 м², свойственна популяциям горицвета в южной части Высокого Заволжья (Куйбышевская обл.), соответственно 160 плодиков на 1 м². Высокая урожайность также наблюдается в восточной части ареала у популяций горицвета, произрастающих на Салаирской равнине (Верхнеобская провинция) и в Кузнецкой котловине.

Значительно меньшая урожайность свойственна популяциям на Среднерусской возвышенности, и особенно она низка ближе к северной границе ареала в Курской области, на некосимых участках Стрелецкой заповедной степи. Южнее, в зоне массового распространения горицвета, в пределах

Белгородской области, урожай плодиков был почти в 4 раза большим. По данным З. А. Сарычевой, средняя урожайность горицвета за шесть лет на Михайловской целине составляла 439 плодиков на площадке 100 м². По нашим материалам, в Белгородской области на такой же площади в популяциях, используемых под пастбище, плодиков было всего 42 на 100 м².

Незначительным числом плодиков отличаются популяции горицвета в Зауралье, учтенные нами в пределах Башкирской АССР. В более равнинной части, на территории Челябинской области, по наблюдению Н. П. Строковой, урожайность плодиков с квадратного метра колебалась от 16.8 до 57 шт.

Анализ цифрового материала табл. 1 по возрастным этапам показывает, что в преобладающем числе провинций наибольшая урожайность свойственна растениям максимального развития, несмотря на то что особей этой возрастной группы в популяциях обычно бывает незначительное число. Особенно мало встречалось таких растений в популяциях Белгородской области и в косимой степи Курской области, что отразилось на среднем числе плодиков.

Помимо учета общей урожайности, для оценки жизнеспособности популяций очень важно учитывать и семенную продуктивность растений разновозрастного состояния. Средние данные по семенной продуктивности у разновозрастных групп представлены в табл. 2.

Наибольшая семенная продуктивность, так же как и урожайность семян, наблюдается (табл. 2) у растений Высокого Заволжья в Куйбышевской области, а самая низкая — на учетных площадках некосимой степи в Курской области. Во всех обследованных провинциях наибольшая продуктивность принадлежит растениям, находящимся на максимальном этапе развития. Особенно высоким средним числом семенной продуктивности выделяются растения этой возрастной группы в популяциях горицвета на Высоком Заволжье (Куйбышевская обл.). Наименьшая — на некосимой степи Среднерусской возвышенности (Курская обл.).

Молодые растения, находящиеся на 1-м этапе восходящего развития, также показывают различную продуктивность в географическом аспекте. Растения популяций горицвета с Высокого Заволжья и Кузнецкой котловины обладают высокой продуктивностью, а растения этой же возрастной группы в Барабинской низменности, наоборот, самой низкой.

Стареющие генеративные растения нисходящего, 3-го этапа развития, имеют самую высокую продуктивность у популяций юго-западной части Среднерусской возвышенности (Белгородская обл.).

Таким образом, несмотря на меньшую численность в популяциях горицвета особей максимального этапа развития, бóльшая урожайность и семенная продуктивность приходится именно на эти растения. Они образуют большее число цветков и дают более жизнеспособные плодики. У других же возрастных групп не только цветет меньше цветков, но и сборный плод не всегда полностью развит, в большинстве случаев часть плодиков остается щуплой и недоразвитой.

Одновременные подсчеты проростков (табл. 1), хотя и являются до некоторой степени случайными, показывают, что в тех провинциях, где было обнаружено большее число проростков, отмечалось значительное число также и старших виргинильных растений.

На основании приведенного материала можно сделать вывод, что в таких провинциях, как Ставропольская возвышенность, южная часть Высокого Заволжья, Верхнеобская и Кузнецкая провинции, растения горицвета весеннего находятся в благоприятных экологических условиях, при которых создается высокая семенная продуктивность и происходит нормальное развитие подроста. Следовательно, указанные провинции наиболее перспективны для проведения окультуривания естественных массивов и закладки плантаций по выращиванию горицвета весеннего.

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность (штук) разновозрастных групп *Adonis vernalis* (средние данные по географическим провинциям)

Географическая провинция	Возрастные этапы			Общая продуктивность
	1-й	2-й	3-й	
Среднерусская возвышенность				
Белгородская область:				
а	52	12	20	84
б	36	99	86	47
Курская область				
косимая степь: а	15	5	8	28
б	25	90	59	43.5
некосимая степь: а	13	6	6	25
б	30	84	44.5	46.5
Приволжская возвышенность				
Ульяновская обл.: а	15	6	16	37
б	52	249	55	85
Высокое Заволжье				
Куйбышевская обл.: а	56	17	54	127
б	70	396	107	128
Зауралье				
Башкирская АССР: а	14	7	7	28
б	34	85	62	54
Барабинская низменность				
Новосибирская и Омская обл.:				
а	22	21	18	61
б	19	97	18	46
Верхнеобская и Кузнецкая провинции				
Восточная часть Новосибирской и западная часть Кемеровской обл.: а	44	19	22	85
б	51	205	68	90

Примечание. а — среднее число генеративных растений на площадке 100 м², б — средняя семенная продуктивность одного растения.

ЛИТЕРАТУРА

Пошкурлат А. П. (1966). Материалы стационарных наблюдений за развитием горицвета весеннего *Adonis vernalis* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 2. — Пошкурлат А. П. (1969). Семенное размножение горицвета весеннего *Adonis vernalis* L. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 6. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Сарычева З. А. (1967). Динамика растительного покрова луговых степей северо-восточной части лесостепи Украины по исследованиям в заповеднике Михайловская целина. Автореф. дисс. — Строкова Н. П. (1970). Семенное возобновление горицвета весеннего в условиях Челябинской области. Тр. Челябинск. гос. пед. инст., Вопросы биол. раст., 2. — Kulpa W. (1960). Biologia kleikowania wiosennego *Adonis vernalis* L. Rostniki nauk rolniczych, ser. A-2, 81. — Poschkurlat A. P., W. S. Gmichowa, W. S. Sokolov. (1973). Kulturversuche mit *Adonis vernalis*. (Experiments on the cultivation of *Adonis vernalis*). Planta medica, 24, 1.

1-й Московский медицинский институт.

Получено 10 V 1973.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.133 : 582.232

Е. М. Панкратова

РАСПРОСТРАНЕНИЕ АЗОТФИКСАЦИИ СРЕДИ СИНЕЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

E. M. PANKRATOVA. THE DISTRIBUTION OF NITROGEN FIXATION AMONG BLUE-GREEN ALGAE

Рассмотрены современные исследования по азотфиксирующим *Cyanophyta*, роль гетероцист в процессе фиксации азота, фиксация азота бесклеточными препаратами из гетероцист и вегетативных клеток. Дан список азотфиксирующих водорослей из порядков *Mastigocladales*, *Stigonematales*, *Nostocales* класса *Hormogoneae*, включающий 99 таксонов, с указанием видов и форм, у которых азотфиксация проверена на аксеническом и альгологически чистом материале. Приводятся сообщения по доказательству фиксации азота в аэробных, анаэробных и микроаэрофильных условиях культурами одноклеточных и нитчатыми, не образующими гетероцист, водорослями из порядка *Oscillatoriales* класса *Hormogoneae*; порядка *Chroococcales* класса *Chroococceae*. Изложены работы физиолого-биохимического плана по изучению нитрогеназы у водорослей.

До последнего времени считалось, что азотфиксаторами могут быть только те виды синезеленых, которые обладают гетероцистами. Однако недавно появились сообщения о фиксации азота чистыми культурами одноклеточных синезеленых водорослей (Wyatt, Silvey, 1969; Rippka и др., 1971; Gallon и др., 1972) и нитчатыми формами, не образующими гетероцист (Stewart, Lex, 1970; Stewart, 1971, и др.). Это заставляет рассмотреть вопрос о распространении азотфиксации среди синезеленых водорослей.

Основным условием при доказательстве азотфиксации является исследование аксенического материала, т. е. культур, полностью освобожденных от организмов других видов. Это требование особенно тщательно нужно применять к синезеленым водорослям, так как в условиях культуры *Cyanophyta* образуют устойчивые ассоциации с микроорганизмами-спутниками, заселяющими слизь талломов водорослей. Микроценозы, эдификаторами которых являются водоросли, характеризуются внутренними системами регуляции и самосохранения, пока еще недостаточно изученными.

Не касаясь вопроса о видовом составе подобных ценозов и взаимоотношениях ценобионтов, отметим, что многие исследователи находили в них азотфиксирующие бактерии.

Азотобактер был найден Фишером (Fisher, 1904, — цит. по: Голлербах и Штина, 1969) в культуре *Oscillatoria*; Джонсом (Jones, 1930) — в слизи *Nostoc*, *Rivularia* sp. и *Gloeocapsa* sp. Есть данные (Moore, 1969), что *Anabaena azollae* в листьях азоллы всегда ассоциируется с азотобактером. Кроме того, Джонс в слизи водорослей нашел и других азотфиксаторов — *Clostridium pasteurianum* и *Bacillus radicicola*. В корочках синезеленых водорослей на почвах Южной Африки найдеиа азотфиксирующая бактерия *Beijerinckia* (Meiklejohn, 1968). Р. А. Османова (1968) обнаружила *Clostridium pasteurianum* в культурах водорослей *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. calcicola*, *N. muscorum*, *Anabaena oscillarioides*, *Tolypothrix tenuis*, *Calothrix elenkinii*, выделенных ею из почв Южной Туркмении.

Факт почти обязательного присутствия в талломах водорослей олигонитрофильных бактерий, возможных азотфиксаторов, был отмечен многими авторами, работавшими с *Cyanophyta* (Красильников, 1956; Перминова, 1964; Юнг, 1967; Панкратова, 1967; Бершова и др., 1968, и др.). Правда, их участие в накоплении азота альгобактериальным ценозом очень невелико (Панкратова, 1970).

Следовательно, чтобы установить способность азотфиксации у водорослей, изучение ее ведут на культурах, полностью очищенных от сопутствующих бактерий. Виды водорослей, изученные лишь в альгологически чистых культурах на предмет наличия азотфиксации, естественно требуют дополнительной проверки.

Наиболее полный список азотфиксирующих синезеленых водорослей приведен в книге М. М. Голлербаха и Э. А. Штиной (1969), он включает 72 вида *Cyanophyta*, к сожалению, без указания, на каких культурах — аксенических или альгологически чистых — установлена азотфиксация. Кроме того, сводка к настоящему времени требует пополнения видами азотфиксирующих водорослей, изученными в период с 1968 г.

Исследование азотфиксации у водорослей, обладающих гетероцистами

Гетероцистная теория азотфиксации на много лет вперед определила пути поиска азотфиксирующих видов среди синезеленых водорослей. Гетероцисты — характерные клетки, содержащие главным образом гиалин, имеющие двуслойные, преломляющие свет стенки, не обнаруживающие внутренней дифференциации при обычном микроскопировании, но при ультратонком изучении показавшие сложную ламеллярную сетку (Stewart, 1971). Гетероцисты образуются из вегетативных клеток только у нитчатых форм. Превращение вегетативных клеток в гетероцисты сопровождается растворением запасных гранул, отложением многослойной оболочки, деструкцией фотосинтетических тилакоидов и образованием новых мембранных структур. Последними образуются объединения небольших, заново возникших пузырьков на месте ранее существовавших тилакоидов (Kulasooriya и др., 1972).

Предполагалось, что гетероцисты являются репродуктивными структурами, включаются в образование спор (Fay и др., 1968).

Многие исследователи (Fogg, 1956; Mitra, 1965; Fay и др., 1968; Pringsheim, 1968; Stewart и др., 1969; Bone Derek, 1971; Thomas, David, 1971; Wolk и др., 1974 и др.) придерживаются мнения, что гетероцисты не только играют роль в процессе усвоения молекулярного азота, но и являются местом его фиксации у синезеленых водорослей. Действительно, корреляция между способностью к азотфиксации и образованием гетероцист у водорослей казалась постоянной. Было высказано даже убеждение, что азотфиксирующая способность почвы может быть измерена на основании содержания в ней гетероцист, т. е. предлагалось создать своеобразную градуировочную кривую для расчета азотонакопления в зависимости от количества гетероцист (Stewart, 1966).

До последнего времени большинство доказательств роли гетероцист в фиксации азота носило косвенный характер. Так, было отмечено, что связанный азот угнетает одновременно образование гетероцист и азотфиксацию (Перминова, 1964; Fay и др., 1964; Mickelson и др., 1967; Talpasayi, Kale, 1967; Singh, Trehan, 1973).

Показана индукция образования гетероцист после перенесения водорослей со среды, содержащей нитраты, на безазотистую среду; и наоборот — резкое уменьшение содержания гетероцист после добавления в безазотистую среду источника связанного азота (Ogawa, Carr, 1969), причем низкие дозы связанного азота подавляли синтез нитрогеназы и развитие гетероцист без повреждения ранее образованных гетероцист или активности существующей нитрогеназы (Stewart и др., 1968).

На основе морфологических и физиологических данных в литературе приведен еще ряд косвенных доказательств положения, что гетероцисты являются возможным местом фиксации азота у синезеленых водорослей (Fay и др., 1968). Наблюдения за особенностями распределения гетероцист по длине нити, образованием спор и характером роста нитей рассматриваются с точки зрения гипотезы, что аммоний и другие продукты азотфиксации образуются в гетероцистах.

Отмечено, что у *Anabaena cylindrica*, так же как и у многих видов *Nostocaceae*, новые гетероцисты обычно развиваются на середине пути между двумя существующими гетероцистами. Фогг (Fogg, 1956) постулировал, что градиент концентрации ингибирующих веществ имеет место по длине нити, и что место образования гетероцисты указывает на низкую концентрацию этих веществ. Он привел доказательство, что активное вещество — это аммоний или какое-то вещество, легко возникающее из него.

Волк (Wolk, 1967) так же принимает, что образовавшаяся гетероциста препятствует дифференцировке близлежащих вегетативных клеток. Автор механически фрагментировал нити *Anabaena cylindrica*, исключив, таким образом, ингибирующее влияние гетероцист на вегетативные клетки. Путем сложного логического и математического анализов данных, полученных в эксперименте, автор подтвердил приведенную выше теорию образования гетероцист и исключил любую другую возможную трактовку своих экспериментов.

Было найдено (Fay и др., 1968), что образование спор у *A. cylindrica* ускоряется присутствием аммония в культуральной среде. Споры также могут образоваться при условии азотфиксации у синезеленых водорослей, и в этом случае они всегда появляются вблизи гетероцист, в чем можно видеть подтверждение накопления аммония в гетероцистах и косвенное доказательство их роли в азотфиксации. Эта идея подкрепляется наблюдением, что высокие концентрации фосфата, который ингибирует азотфиксирующую систему, вызывают уменьшение споруляции у *A. cylindrica*. Дальнейшие наблюдения этих авторов сводятся к тому, что у *Gloeotrichia* и *Calothrix*, так же как и у других членов сем. *Rivulariaceae*, рост ограничивается клетками около базальной гетероцисты. Вегетативные клетки, расположенные на дистальном конце нити, узкие и вакуолизированные, со временем отмирают, образуя бесцветные, многоклеточные волоски, что авторы объясняют истощением потока азотистых веществ, передвигающихся из гетероцист, так как когда водоросли росли в присутствии аммония, нити унифицировались на всем протяжении.

Наконец, предположение, что гетероцисты являются местом фиксации азота, подкрепляется наблюдением, что из споры прежде всего образуется гетероциста как особо необходимый элемент при росте *A. cylindrica*, *A. inaequalis* и *Fischerella major* на безазотистой среде.

В отличие от авторов, цитированных выше, не так категорично выглядят данные в отношении гетероцист как места фиксации азота, полученные Н. П. Горбуновой и Зыонг Дык Тьеном (1969, 1970), Зыонг Дык Тьеном (1970). У *Gloeotrichia* sp., *Nostoc muscorum* и *Anabaena oscillarioides* концентрация нитратного азота в 69.25 мг/л существенного влияния на время дифференцировки первых гетероцист не оказывала. Более того, у всех водорослей, кроме *A. oscillarioides*, вообще не росшей на средах, содержащих выше 30 мг/л азота, гетероцисты рано или поздно появились, даже несмотря на то, что концентрация азота в среде повышалась до 692.5 мг/л.

Томас и Давид (Thomas, David, 1971) также обнаружили появление гетероцист у *Anabaena* sp. на среде, содержащей нитраты.

Вилкокс (Wilcox, 1970) наблюдал одинаковую частоту образования гетероцист у *Anabaena cylindrica* с источником азота и без него. Так, в 24—48-часовой культуре без азота и 72-часовой с азотом между двумя гетероцистами располагалось в среднем 6 клеток, в 7—10-дневной культуре без азота и в 4-5-дневной с азотом — 10 клеток. Вилкокс опровергает представление, что функция гетероцист заключается в фиксации азота, но не исключает, что они играют определенную роль в метаболизме азота.

Синг и Кумар (Singh, Kumar, 1971), обнаружив сходство в расположении гетероцист в неспорулирующем мутанте и исходном штамме *Anabaena doliolum*, пришли к мнению, что гетероцисты не играют никакой роли в споруляции.

Данные, полученные Охмори и Акихико (Ohmori, Akihiko, 1971), не подтверждают гипотезу, что гетероцисты являются главным местом фиксации азота у синезеленых водорослей. Клетки четырехдневной культуры *Anabaena cylindrica* были предварительно двое суток инкубированы в атмосфере Ar : CO_2 (9 : 1) или N_2 : CO_2 (9 : 1) в присутствии нитратов (2×10^{-2} М), затем перенесены в воздушную газовую смесь, содержащую 0.5% CO_2. Азотфиксирующая активность водорослей при этом быстро возрастала, потом падала, относительное же количество гетероцист уменьшалось со временем. Авторы делают заключение об отсутствии положительной корреляции между фиксацией азота и числом гетероцист.

В другой серии опытов (при кратковременной, от 5 до 10 мин., экспозиции клеток водорослей в атмосфере, содержащей N_2^{15}) было показано, что скорость фиксации азота в гетероцистах, выраженная в количестве фиксированного азота на общий азот клеток, имела значение того же порядка, как и во всем трихоме. Но так как гетероцисты составляли только 3—4% от общего числа клеток, то количество азота, фиксированного ими, было меньше 4% от общего количества азота, фиксированного трихомами, это подтверждает, что азотфиксация у синезеленых водорослей не ограничивается гетероцистами.

Авторы также продемонстрировали возможность роста вегетативных клеток водоросли в отсутствие гетероцист на безазотистой среде при слабом освещении (1500 лк). Они пришли к выводу, что образование гетероцист связано с отношением C : N в клетках, что отмечено также Куласория с соавторами (Kulasooriya и др., 1972).

На основании только этих, по существу противоречивых исследований, естественно, трудно сделать общие выводы о физиологической роли гетероцист в процессе накопления молекулярного азота. Естественно, что особую ценность в доказательстве роли гетероцист в азотфиксации имеют прямые исследования над изолированными гетероцистами.

Первая попытка исследования азотфиксации в изолированных гетероцистах (Fay, Walsby, 1966), полученных путем разрушения вегетативных клеток *A. cylindrica* под давлением в 760 атм., была неудачной, так как нитрогеназная активность в исследуемом материале полностью утрачивалась в начале процедуры, при которой гетероцисты отделялись от соседних клеток (Fay и др., 1968).

Наконец получили прямое доказательство нитрогеназной активности в изолированных гетероцистах, для эффективного функционирования которой требовалось присутствие АТФ и $Na_2S_2O_4$ (Stewart и др., 1969). Этими же авторами на неповрежденных нитях водоросли было показано, что около 95% фиксированного гетероцистами азота транспортируется в вегетативные клетки.

Итак, несмотря на отсутствие общих выводов о физиологической роли гетероцист в процессе восстановления молекулярного азота, поражает необычное, бросающееся в глаза исследователям, совпадение: большинство видов водорослей (табл. 1), у которых с полной достоверностью доказана азотфиксация, имеет гетероцисты и принадлежит к порядкам *Stigonematales*, *Mastigocladales* и *Nostocales* класса *Hormogoneae* (по классификации Голлербаха, Косинской, Полянского, 1953).

Имеются случаи, когда свойство азотфиксации не обнаружено у видов, имеющих гетероцисты. Известны штаммы *Anabaena variabilis*, которые не фиксируют молекулярный азот.

Вильямсом и Баррисом (Williams, Burris, 1952) не было обнаружено азотфиксации в аксенической культуре *Aphanizomenon flos-aquae*. Од-

ТАБЛИЦА 1

Список азотфиксирующих *Cyanophyta*, обладающих гетероцистами (99 видов и форм)

Вид, форма	Автор
Anabaena ambigua Rao	Singh, 1942
A. azollae Strasb.	Bortels, 1940
A. azotica Ley	Ley Shang-hao и др., 1959
A. azotica f. *alpha* Ley	Ley Shang-hao и др., 1959
A. catenula (Kuetz.) Born et Flah.	Ley Shang-hao и др., 1959
A. circinalis (Kuetz.) Hansg.	Dugdale, 1962 (цит. по: Lund, 1965)
A. circinalis Rabenh.[1]	Subrahmanyan, Sahay, 1965
A. cycadeae Reinke	Winter, 1935
A. cylindrica Lemm.	Fogg, 1942
A. doliolum Bharadwaja	Singh, Singh, 1964
A. fertilissima Rao	Tomaselli, Florenzano, 1971
A. flos-aquae (Lyngb.) Breb.	Davis, Fischer, 1966
A. gelatinosa Fritsch.	De, 1939
A. hallensis (Jancz.) Born. et Flah.	Bortels, 1940
A. hassalii (Kuetz.) Wittr.	Бершова и др., 1968
A. humicola Bortels	Bortels, 1940
A. inaequalis (Kuetz.) Born. et Flah.	Granhall, 1970
A. karakumica Kog.*	Коган, 1966
A. laxa (Rabenh.) A. Br.	Saubert, Grobbelaar, 1962
A. lemmermanii P. Richt.*	Гусева, 1952
A. levanderi Lemm.	Cameron, Fuller, 1960
A. minutissima Lemm.	Saubert, Grobbelaar, 1962
A. naviculoides Fritsch	De, 1939
A. oscillarioides Bory	Сачкова, 1969
A. oscillarioides Bory f. *turkestanica* (Kissel). Elenk.*	Коган, 1966
A. robusta Kog. et Jazkul.*	Коган, Язкулиева, 1970
A. scheremetievii Elenk.*	Кузнецов, 1952
A. sphaerica Borh. et Flah. f. *conoidea* Elenk.*	Негру, Сабельникова, 1972
A. spiroides Kleb.	Cameron, Fuller, 1960
A. thermalis Vouk.	De, 1939
A. torulosa (Carm.) Lagerh.	De, 1939; Bortels, 1940
A. variabilis Kuetz.	De, 1939; Таха, 1964
A. variabilis f. *rotundospora* Hollerb.	Коган, 1966
Anabaenopsis circularis (G. S. West.) V. Miller	Watanabe, 1959б
A. intermedia Kog.*	Коган, 1966
Aphanizomenon flos-aquae (L). Ralfs *	Бершова и др., 1968 Stewart и др., 1968
Aulosira fertilissima Ghose	Singh, 1942
Calothrix antarctica Fritsch	Saubert, Grobbelaar, 1962
C. anomala Mitra	Dadhich, Varma, 1974
C. braunii Born. et Flah.*	Коптева, 1967
C. brevissima G. S. West	Watanabe и др., 1951
C. clavata G. S. West	Saubert, Grobbelaar, 1962
C. crustacea Thur.*	Allen, 1963, (по: Warmling, 1973)
C. elenkinii Kossinsk.	Таха, 1963
C. epiphytica W. et G. S. West *	Морарь, 1973
C. parietina (Naeg.) Thuret	Allen, 1952
C. membranacea Schmidle	Dadhich, Varma, 1974
C. parietina var. *africana* Fritsch.	Saubert, Grobbelaar, 1962
C. scopulorum (Web. et Mohr.) Ag.	Stewart, 1963
Camphylonema lahorense Choes	Singh, 1961
Chlorogloeopsis fritshii Mitra et Pandey	Fogg, 1960; Mitra, Pandey, 1966
Cylindrospermum gorakhpurense Singh.	Singh, 1942
C. licheniforme (Bory) Kuetz.	Bortels, 1940
C. majus Kuetz.	Bortels, 1940
C. michailovskoënse Elenk.	Кучкарова, Максудов, 1968
C. muscicola Kuetz.	Venkataraman, Neelakantan, 1967
C. sphaerica Prasad	Venkataraman, 1961
C. stagnale (Kuetz.) Born. et Flah.*	Коган, 1966
Dichothrix fucicola (Kuetz.) Born. et Flah.*	Carpenter, 1972

---

[1] По А. А. Еленкину (1936) и Н. В. Кондратьевой (1968), *A. circinalis* Rabenh. есть неправильное наименование *A. hassalii* (Kuetz.) Wittr.

Таблица 1 *(продолжение)*

Вид, форма	Автор
Fischerella major Gom.	Pankow, 1964
F. muscicola (Thur.) Gom.	Laloraya, Mitra, 1970
Gloeotrichia echinulata (J. E. Smith)	Williams, Burris, 1952
G. murgabica Kog. et Jazkul.*	Коган, Язкулиева, 1970
G. natans (Hedw.) Rabenh.*	Горюнова и др., 1965
G. natans f. *bucharica* Kissel.	Горюнова и др., 1969
Hapalosiphon fontinalis (Ag.) Born. emend. Elenk.	Таха, 1963
H. fontinalis f. *globosus* Nordst.	Сачкова, 1969
H. welwitschii W. et G. S. West.*	Смирнова и др., 1969
Mastigocladus laminosus Cohn.	Fogg, 1951
Microchaete tenera Thur.*	Панкратова, 1970
Nodularia harveyana (Thwait.) Thur.	Stewart, 1965
Nostoc amplissimum Setchell	Subrahmanyan, Sahay, 1964
N. calcicola Breb. *	Bortels, 1940
N. coeruleum Lyngb.*	Смирнова и др., 1969
N. commune Vauch.	Herisset, 1952
N. copiosum Kog. et Jazkul.*	Коган и Язкулиева, 1970
N. cycadeae Reinke	Venkatarman и др., 1964
N. entophytum Born. et Flah.	Stewart, 1963
N. linckia (Roth.) Born. et Flah.	Кучкарова, Максудов, 1968
N. muscorum Ag.	Allisson и др., 1937 (цит. по Голлербаху и Штиной, 1969)
N. paludosum Kuetz.	Косенко, 1969
N. punctiforme (Kuetz.) Hariot	Laloraya, Mitra, 1970
N. sphaericum Vauch.	Subrahmanyan, Sahay, 1964
N. ellipsosporum Rabenh.*	Коган, Язкулиева, 1972
N. sphaeroides Kuetz.*	Штина и др., 1967
N. spongiaeforme Ag.	Okuda, Yamaguchi, 1956
Scytonema archangelli Born. et Flah.	Cameron, Fuller, 1960
S. bohneri Schmidle	Laloraya, Mitra, 1970
S. geitleri Bharadwaja	Tiwari, 1971
S. hofmannii Ag.	Laloraya, Mitra, 1970
Scytonematopsis sp.	Saubert, Grobelaar, 1962
Stigonema dendroideum Fremy	Venkataraman, 1961
Tolypothrix camptylonemoides Chose	Subranhmanyan, Sahay, 1964
T. polymorpha Lemm.	Watanabe, 1959a
T. rivularis Hansg.	Watanabe, 1959a
T. tenuis Kuetz.	Watanabe и др., 1951
T. tenuis f. *terreststris* Boye-Pet.	Saubert, Grobbelaar, 1962
Westiella sp.	Subrahmanyan, Sahay, 1964
Westiellopsis profilica Janet	Pattnaik, 1966

Примечание. Звездочкой отмечены водоросли, у которых азотфиксация проверялась только в альгологически чистых культурах.

нако последующие работы, выполненные, правда, на альгологически чистых культурах, показали наличие азотфиксации у этой водоросли (Бершова и др., 1968; Stewart и др., 1968).

Признание изучаемого вида в качестве азотфиксирующего обосновывалось Стьюартом и др. тем, что: а) во всех исследованных 33 образцах имелась прямая зависимость между присутствием *Aphanozomenon* и способностью восстанавливать ацетилен или фиксировать N_2^{15}; б) не было восстановления ацетилена водорослями *Cladophora* и *Microcystis*, взятыми из тех же самых вод и в то же самое время, что и *Aphanizomenon*. Но авторы не исключают возможность существования специфического симбиоза между азотфиксирующими бактериями и *Aphanizomenon*. Это тем более так, что аналогичный случай обсужден Фоггом и Стюартом (1968) с гетероцистной водорослью *Dichothrix* sp., показавшей азотфиксацию (определение велось с помощью N^{15}) в почвенных образцах, взятых in situ, но не обнаружившую ее при выделении в аксеническую культуру.

Однако потеря свойства азотфиксации у аксенического материала по сравнению с альгологически чистым может быть следствием мутационной изменчивости видов *Cyanophyta* в процессе их очистки от бактерий. Для получения аксенических культур водорослей часто используют ультрафиолетовые лучи или же обработку антибиотиками, которые могут изменять условия азотфиксации у *Cyanophyta* (Singh, Singh, 1964) или даже полностью прекращать этот процесс ((Ahmad, Venkataraman, 1971).

Можно ли сделать в итоге вывод о том, что все водоросли, обладающие гетероцистами, фиксируют азот и что этот процесс есть только у гетероцистных водорослей?

Категоричность первого суждения может быть поколеблена предположением о существовании штаммов, аналогичных не фиксирующим азот корневым клубенькам у бобовых растений, и это соображение оправдывает тщательные экспериментальные работы по определению наличия азотфиксации у гетероцистных видов водорослей. Более того, углубление физиологического направления исследований по азотфиксации привело к обнаружению этого свойства при определенных условиях у негетероцистных видов синезеленых водорослей.

Современные физиологические аспекты исследования азотфиксации у синезеленых водорослей

Первоначально исследователи сосредоточивали внимание на физиологических особенностях гетероцист как возможного места фиксации азота. Затем, с развитием техники получения бесклеточных препаратов, изучению была подвергнута нитрогеназа и место ее локализации.

Физиологические аргументы в доказательство того, что гетероциста есть место фиксации азота, сводятся к положению, что азотфиксация — восстановительный процесс, что азотфиксирующие системы высокочувствительны к кислороду и что синезеленые водоросли выделяют кислород в процессе фитосинтеза. Было найдено, что азотфиксация ингибируется кислородом как в интактных клетках, так и в бесклеточных препаратах, подобно бесклеточным препаратам из *Azotobacter* и *Clostridium*.

Фей и Уолсби (Fay, Walsby, 1966) прямым манометрическим измерением дыхания по Варбургу показали более интенсивное дыхание у гетероцист нежели у отрезков нитей, что, по мнению этих авторов, создает в них анаэробные условия, защищающие нитрогеназу от кислорода. В качестве комментария к этим опытам можно отметить, что интенсивное дыхание гетероцист могло быть результатом их повреждения во время изоляции.

Вскоре Фей (Fay, 1969) и Волк и Симон (Wolk, Simon, 1969) сообщили, что по сравнению с нормальными клетками гетероцисты имеют очень мало С-фикоцианина — главного дополнительного пигмента II фотосистемы, принимающей участие в реакциях выделения кислорода в фотосинтезе.

Позднее у *Anabaena* было продемонстрировано in vivo отсутствие в молодых гетероцистах всех основных пигментов II фотосистемы, таких как хлорофилл *a*670, С-фикоцианин и С-фикоэритрин, аллофикоцианин (Thomas, 1970).

Дивид и Томас (David, Thomas, 1971) привели зависимость нитрогеназной активности в гетероцистах от их возраста и наличия пигментов II фотосистемы у *Anabaena* sp. Более 100 гетероцист в каждой возрастной группе было измерено на редуцирующую активность. Уже на 5-й день редуцирующая способность гетероцист сильно уменьшалась, на 10-й день большинство гетероцист показывало очень небольшую восстановительную способность, а на 15-й день более чем 90% их совсем не обнаруживало восстановительных процессов. Скорость снижения восстановительной способности гетероцист в их опытах совпадала с появлением С-фикоцианина и С-фикоэритрина (15-дневная культура). В молодых гетероцистах (2—3-дневная культура) пигменты II фотосистемы вообще отсутствовали.

Связь между формированием гетероцист, синтезом нитрогеназы и наличием пигментов II фотосистемы, в частности фикоцианина, отмечена также в последующей публикации Томаса и Давида (Thomas, David, 1972) и в других работах (Gorkom, Donze, 1971; Neilson и др., 1971).

Новое продвижение в изучении групп азотфиксирующих водорослей было параллельно развитию экспериментальных исследований по бесклеточным препаратам, допускающим возможность переведения ферментных систем в «раствор» с последующим фракционированием и идентификацией.

Смит и Эванс (Smith, Evans, 1970) были первыми, получившими в бесклеточных препаратах из *Anabaena cylindrica* устойчиво высокую нитрогеназную активность. Активность была локализована в осадке, полученном при ускорении 40 000 *g* за 15 мин., для ее проявления требовалось присутствие $Na_2S_2O_4$ в концентрации 1.7 моли и АТФ; экстракты нитрогеназы были менее холодостойкими, чем экстракты этого же фермента из *Clostridium*.

Нитрогеназа оказалась мультиферментным комплексом, содержащим не связанное с гемом железо, молибден и SH-группы. Кроме восстановления молекулярного азота, она способна восстанавливать ацетилен в этилен, а также азид, цианид, нитрил и изонитрил (Кретович и др., 1972; Шлегель, 1972). Установлено, что присутствие катионов Mg^{++}, Mn^{++},Co^{++} поддерживает активность фермента на уровне 2.98, 1.58 и 0.87 МC_2H_4 на 1 мг белка в 1 мин. Выявлено сходство нитрогеназы *A. cylindrica* с нитрогеназой бактерий и бобовых растений (Haysted, Stewart, 1972). Однако отмечена повышенная чувствительность водорослевой нитрогеназы к кислороду (Haystead и др., 1970; Gorkom, Donze, 1971; Stewart, 1971, и др.). Так, в опытах Хаустеда с сотрудниками (1970) в растворимой фракции активность фермента терялась полностью, когда экстракты экспонировали в 5—10% кислороде всего лишь 5 мин. Растворенный фермент по своей кислородной чувствительности был более похож на ферменты их *Clostridium* и *Bacillus polymyxa*, нежели на неочищенные экстракты из *Azotobacter* и *Klebsiella*, которые менее кислородчувствительны.

Оптимальная азотфиксация у *Anabaena flos-aquae* наблюдалась при парциальном давлении кислорода, равном 0.2 атм.; при более высоких уровнях восстановление ацетилена быстро ингибировалось. Однако когда водоросль выдерживали в газовой смеси, содержащей 0.2 атм. кислорода, ацетиленвосстанавливающая активность возвращалась и через 5 часов почти достигла начального уровня, даже в тех культурах, которые экспонировались вначале в атмосфере чистого кислорода (Stewart, 1971).

Крайняя чувствительность нитрогеназы к кислороду подчеркивает, по мнению Стьюарта, огромное влияние защитного механизма в гетероцистах водорослей против кислородной инактивации, что, по-видимому, объясняется еще и наличием в них сложной мембранной системы по сравнению с вегетативными клетками. Сильно искривленный ретикулюм может защищать нитрогеназу от кислородного повреждения, что сходно со схемой, предложенной для ретикулюма азотобактера, растущего на N_2, но не на связанном азоте (Oppenheim, Marcus, 1970, — цит. по: Stewart, 1971).

Неожиданное новое направление работ стало развиваться после почти одновременного обнаружения рядом авторов нитрогеназной активности в вегетативных клетках сначала у гетероцистных форм водорослей (Smith, Evans, 1970; Kurz, La Rue, 1971; Gorkom, Donze, 1971; Fay, Kulasoorija, 1972; Thomas, David, 1972; Stewart, 1973).

Работа Смита и Эванса по получению растворимой нитрогеназы из вегетативных клеток *Anabaena cylindrica* и изучение ее в атмосфере Ar и CO_2 была не совсем убедительна по ряду методических причин, не исключавших возможность появления в экстракте растворимой нитрогеназы из разрушенных гетероцист (Stewart, 1971).

Однако Курз и Ля Ру также приходят к выводу о наличии нитрогеназы в вегетативных клетках *Anabaena flos-aquae*, так как в одних условиях их опыта водоросль имела менее чем 2% нитей с гетероцистами, в других — 13%, но ее нитрогеназная активность в последнем случае была более чем в 3 раза ниже, чем в первом.

Наиболее убедительными в этом плане выглядят опыты Горкома и Донзе, экспериментально подтверждающие гипотезу связи в аэробных условиях азотфиксации с гетероцистами, хотя в анаэробных условиях вегетативные клетки также фиксировали азот. Моделью служил синтез фикоцианина после введения азота в культуру, испытывавшую крайний недостаток этого элемента. В опытах регистрировались флуоресценция и абсорбция фикоцианина. В аэробных условиях (воздух $+ 5\%\ CO_2$)интенсивность флуоресценции клеток снижалась по мере их удаления от гетероцист. Этим показано, что в растущей культуре *A. cylindrica* фиксация азота в данных условиях происходила в основном в гетероцистах. В анаэробных условиях ($5\%\ CO_2$ и N_2) синтез фикоцианина шел с той же скоростью, что и в аэробных, но интенсивность флуоресценции фикоцианина была одинаковой во всех клетках. Авторы опыта полагают, что это вызвано фиксацией азота всеми вегетативными клетками. Аналогичные данные были получены в культурах, голодающих по молибдену, и в опытах по изучению отношения водорослей к кислороду.

Сравнение нитрогеназной активности в гетероцистах и вегетативных клетках *Anabaena cylindrica*, *A. inaequalis*, *A. variabilis*, *Anabaenopsis circularis* показало, что гетероцисты восстанавливали соли тетразолий хлорида быстрее, чем вегетативные клетки (Fay, Kulasooriya, 1972). Скорость восстановления тетразолия в вегетативных клетках возрастала в микроаэрофильных условиях, однако оставалась ниже скорости восстановления тетразолия в гетероцистах. Бо́льшая активность транспорта электронов в вегетативных клетках, примыкающих к гетероцистам, способствовала появлению в них восстановительных условий. Как образование красного формазана в гетероцистах, так и синего формазана, отлагающегося в вегетативных клетках, сильно ингибировало активность нитрогеназы, при этом тормозилось образование гетероцист из вегетативных клеток.

Зависимость нитрогеназной активности в гетероцистах от соединения их с вегетативными клетками была отмечена рядом исследователей (Stewart и др., 1969; Ohmori, Akihiko, 1971; Fay, Kulasooriya, 1972). Соединение необходимо не только для снабжения гетероцист углеродными скелетами, нужными для фиксации азота, и удаления из них образующегося в течение фиксации материала, но также для поддержания в гетероцистах восстановительных условий, существенных для работы нитрогеназы.

Логическим выводом, следующим из факта обнаружения нитрогеназы в вегетативных клетках гетероцистных водорослей, был вопрос о способности к фиксации азота (наличии нитрогеназы) синезелеными водорослями, лишенными гетероцист. Исследования велись по двум направлениям: эмпирическому поиску азотфиксирующих видов среди гетероцистных форм *Cyanophyta* и изучению нитрогеназной активности в их клетках.

Исследования фиксации азота у водорослей, не обладающих гетероцистами

а) Негетероцистные нитчатые водоросли. Доказательства азотфиксации негетероцистными нитчатыми водорослями были получены в нескольких работах, главным образом на основе изучения альгологически чистых культур. Признание испытываемых в альгологически чистом состоянии видов как фиксаторов азота основывается обычно на том, что бактерии, выделенные из этих культур, азот не фиксируют.

Мойс и сотрудники (Moyse и др., 1957, — цит. по: Stewart, 1971) нашли, что альгологически чистая культура *Oscillatoria subbrevis* усваивает молекулярный азот и азот нитратов сравнимо. Ватанабе (Watanabe, 1959б) сообщил об азотфиксации культурой *Plectonema* sp. Дугдал и сотрудники (Dugdal и др., 1964) наблюдали зависящее от света включение N_2^{15} в естественные популяции морских планктонных водорослей *Trichodesmium*. Недавно было сообщено о прибыли в общем азоте за счет азот-

ТАБЛИЦА 2

Результаты испытания способности к азотфиксации у синезеленых водорослей, не образующих гетероцист

Вид	Способность к фиксации	Автор
Класс *Chroococceae*		
Anacystis nidulans Dr. et D. **	—	Williams, Burris, 1952
Chroococcus rufescens (Kuetz.) Nag.	+	Cameron, Fuller, 1960
Ch. turgidum (Kuetz.) Nag.	—	Williams, Burris, 1952
Gloeocapsa sp. LB 795 **	+	Wyatt, Silvey, 1969, Rippka и др., 1971, Gallon и др., 1972
Gloeocapsa sp. 6501 **	+	Rippka и др., 1971
G. alpicola 123 **	+	Gallon и др., 1972
G. dimidiata (Kuetz.) Dr. et D.	—	Williams, Burris, 1952
G. minor (Kuetz.) Hollerb. ampl.	+	Одинцова, 1941
G. membranina (Menegh.) Dr. et D.	—	Wiliams, Burris, 1952
Gloeothece rupestris (Lungb.) Born.	+	Воропаева, 1969, Тохри, 1972
Coccochloris peniocystis (Kuetz.) Dr. et D.	—	Williams, Burris, 1952
Microcystis aeruginosa Kuetz. emend. Elenk.	+	Nehring, 1964
M. aeruginosa Kuetz. emend. Elenk.	—	Williams, Burris, 1952
Synechococcus cedrorum Sauv.	—	Allen, 1952
S. cedrorum Sauv.	+	Кучкарова, Покровская, 1971
Класс *Hormogoneae*	+	
**Lyngbya* sp.	+	Stewart, 1971
L. aestuarii (Mert.) Liebm.	—	Allen, 1952
То же	+	Van Baalen, 1962 (цит. по: Stewart, 1971)
Lyngbya sp. plur.	—	Allen, 1952
Phormidium sp.	—	Cameron, Fuller, 1960
**Phormidium* sp.	+	Stewart, 1971
Ph. autumnale (Ag.) Gom.	—	Перминова, 1964
Ph. foveolarum (Mont.) Gom. **	—	De, 1939
Ph. fragile (Menegh.) Gom. **	+	Naguib, Shakeeb, 1971
Ph. henningsii Lemm.	—	Панкратова, 1970
Ph. luridum (Kuetz.) Gom.	—	Allen, 1952
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	—	Williams, Burris, 1952
Ph. papyraceum (Ag.) Gom.	+	Кучкарова и др., 1967
Plectonema sp.	—	Cameron, Fuller, 1960
Plectonema sp.	+	Watanabe, 1959б
**Plectonema* sp.	+	Stewart, 1971
**P. boryanum* Gom. 594 **	+	Stewart, Lex, 1970
» »	—	Панкратова, 1970
P. edaphicum (Edenk.) Vaul.	—	Перминова, 1964
P. nostocorum Bornet	—	Панкратова, 1970
P. notatum Schmidle	—	Allen, 1952
Porphyrosiphon sp.	—	Cameron, Fuller, 1960
Microcoleus sp.	—	Cameron, Fuller, 1960
Oscillatoria rubescens (DC.) Gom.	—	Staub, 1961 (по: Lund, 1965)
O. subbrevis Schmidle	+	Moyse и др., 1957 (по: Stewart, 1971)
O. (*Trichodesmium*) *thiebautii*	+	Carpenter, 1973
Oscillatoria sp. plur.	—	Allen, 1952
Trichodesmium sp. **	+	Ramamurthy, Kirshnamurthy1968, (по: Watanabe, Yamamoto, 1971)
T. erythraeum Ehr.=*Oscillatoria erythraea* (Ehr.) Geitler	+	Dugdale и др., 1964; Goering и др., 1966
Schizothrix sp.	+	Watanabe, 1959б
Spirulina sp.	—	Cameron, Fuller, 1960
Symploca sp.	—	Cameron, Fuller, 1960

Примечание. Звездочкой отмечается, что испытание на азотфиксацию велось в микро-аэрофильных условиях; двумя звездочками отмечены водоросли в аксенических культурах.

фиксации, по мнению авторов в аксенических культурах *Trichodesmium* (Ramamurthy, Kirchnamurthy, 1968, — цит. по: Watanabe, Yamamoto, 1971). Фиксация отмечена в альгологически чистых культурах *Oscillatoria subbrevis*, *O. thiebautii*, *Lyngbya aestuarii*, *Schizothrix* sp., *Gloeothece rupestris* (табл. 2). Полученные данные этих исследований, конечно, дожны быть проверены на аксенических культурах.

ТАБЛИЦА 3

Восстановление ацетилена культурой *Plectonema boryanum* 594 в газовой смеси с кислородом и без него (по Stewart, Lex, 1970)

Состав газовой смеси	Номер опыта	*n* моли C_2H_4 на мг протеина за 1 мин.
Ar/CO_2 (99.96/0.04, по объему)	1	8.9
	2	4.6
	3	6.1
$Ar/O_2/CO_2$ (77.96/22.00/0.04, по объему)	4	0.0

ТАБЛИЦА 4

Ассимиляция N_2^{15} культурой *Plectonema boryanum* 594 (по Stewart, Lex, 1970)

Вариант	Условия во время инкубации	Содержание N_2^{15}, ат. %	Избыток N_2^{15}, ат. %
N_2^{15}	Свет; Ar/CO_2	3.220	2.855
	Свет; $Ar/CO_2/O_2$	0.381	0.016
	Темнота; Ar/CO_2	0.364	0.001
N_2^{15}	Свет; $N_2/O_2/CO_2$	0.365	—

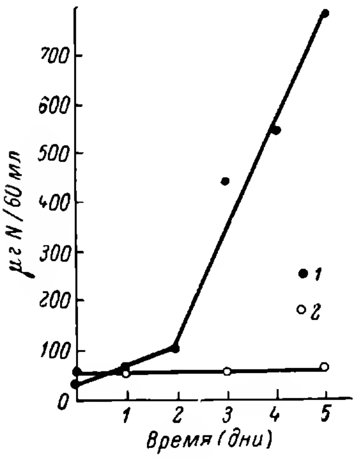
Примечание. Газовая смесь перед добавлением N_2^{15} была: Ar/CO_2 (99.96/0.04); $Ar/O_2/CO_2$ (77.96/22.00/0.04); $N_2/O_2/CO_2$ (79.96/20.00/0.04).

Возможные доказательства того положения, что чистые культуры *Lyngbya aestuarii* фиксируют азот, были получены Ван Баленом (Van Baalen, 1962, — цит. по: Stewart, 1971), который отметил, что эта водоросль хорошо растет на среде без добавления источника связанного азота. Стьюарт и Лекс (Stewart, Lex, 1970), Стьюарт (1971) сообщили о фиксации азота аксенической культурой нитчатой синезеленой водоросли *Plectonema boryanum* штамм 594; водоросль восстанавливала ацетилен (табл. 3), включала N_2^{15} в протоплазму клетки (табл. 4) и росла на среде, свободной от связанного азота, когда инкубация культуры шла в газовой фазе без добавления кислорода (см. рисунок).

Следовательно, развитие нитрогеназной активности у *Plectonema* замечательно тем, что идет при микроаэрофильных условиях. В этом случае скорость восстановления этой водорослью ацетилена была сравнима или выше, чем найденная для гетероцистных водорослей (Stewart, 1971). Сравнение активности растворимой нитрогеназы из *Plectonema* и *Anabaena cylindrica* показало подобие обоих ферментов. В экстракте ферменты обнаруживали около 10% всей клеточной активности; восстанавливали ацетилен с линейной скоростью в течение 10 мин., восстанавливали цианид, константа Михаэлиса была порядка от 0.002 до 0.006 (Haystead и др., 1970).

Хотя детальные работы по азотфиксации были проведены Стьюартом на одном штамме *Plectonema boryanum* 594, в 1971 г. он получил доказательства восстановления ацетилена и другими штаммами *Plectonema*, а также альгологически чистыми культурами *Lyngbya* и *Phormidium*.

б) Одноклеточные синезеленые водоросли. Ранние определения азотфиксации в чистых культурах не нитчатых водорослей, принадлежащих к родам *Anacystis*, *Coccochloris*, *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, *Microcystis* и *Synechococcus*, были отрицательными (табл. 2). Однако, по данным С. В. Одинцовой (1941), альгологически чистые культуры *Gloeocapsa minor*, изолированные из местообитаний в Памирских горах, фиксировали атмосферный азот. Сравнительно недавно была обнаружена азотфиксация в альгологически чистой культуре *Chroococcus rufescens*, хотя бактерии, изолированные из нее, азот не фиксировали (Cameron, Fuller, 1960).



Изменения в общем азоте за 5-дневный период в культуре *Plectonema boryanum* 594, растущей на безазотистой среде с продуванием N_2/CO_2 (99.96/0.04 *v*/*v*) (*1*) и воздуха (*2*) (по Stewart, Lex, 1970).

Недавно была продемонстрирована нитрогеназная активность в аксенических культурах водоросли *Gloeocapsa* LB 795 (Wyatt, Silvey, 1969). Штамм был способен расти аэробно на свету в среде без связанного азота. Активность нитрогеназы в клетках, определенная восстановлением ацетилена, была сравнима по скоростям с активностью известных видов азотфиксирующих водорослей, хотя фермент индуцировался в среде, свободной от связанного азота, более медленно (14—15 дней), чем у гетероцистных водорослей или у *Plectonema* (1—3 дня).

Данные Уайта и Сильвея были подтверждены Риппка с соавторами (Rippka и др., 1971), исследовавшими азотфиксацию того же штамма *Gloeocapsa* LB 795 и штамма *Gloeocapsa* 6501. Чистота штаммов была проконтролирована в световом и электронном микроскопах. Одновременно авторы испытали способность 20 других чистых культур одноклеточных синезеленых водорослей расти аэробно на свету при 25° в жидкой безазотистой среде, что позволило сделать вывод о том, что свойство азотфиксации наблюдается редко среди членов сем. *Chroococcaceae*.

Нитрогеназа в клеточных экстрактах из *Gloeocapsa* sp. LB 795 и *G. aplicola* IAM 123 восстанавливала ацетилен и способствовала выделению водорода в присутствии дитионита натрия и АТФ. Ферментная система водорослей почти полностью ингибировалась 7.5 мМ АДФ, O_2, CO (0.01 атм.) и CO_2 (0.005 атм.). Отличие нитрогеназы *Gloeocapsa* от других источников заключалось в повышенной стабильности фермента при 0°, отличалась она и спецификой выделения при более высоком коэффициенте седиментации (Gallon и др., 1972).

Заключение

Из приведенных результатов лабораторных исследований с очевидностью следует, что в аэробных условиях свойство фиксации элементарного азота наиболее распространено среди водорослей, обладающих гетероцистами. Это положение целиком совпадает с полевыми экспериментами in situ, — в среде, близкой по составу к естественному припочвенному воздуху, всегда можно найти корреляцию между включением N_2^{15} в водоросли и количеством гетероцистных форм водорослей. Так, например, виды порядка *Oscillatoriales*, даже вызывавшие «цветение» почвы, при этих условиях не обнаруживали включения метки (Панкратова, 1967; Панкратова и Вахрушев, 1971; Stewart, 1971). Аналогичные данные неоднократно были получены для водных форм водорослей (Stewart, 1971; Horne, Goldman, 1972; Horne и др., 1972). Правда, в последнее время методом восстановления ацетилена удалось обнаружить фиксацию азота у *Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii* на юго-западе Саргассова моря (Carpenter, 1973) и у *Trichodesmium* sp. в водах Гольфстрима (Taylor и др., 1973), но азотфиксация проходит у этих организмов с низкими скоростями относительно общего содержания азота в клетках водоросли. Поэтому Карпентер приходит к выводу, что существенная часть азота фиксируется водорослью, добывается ею не путем азотфиксации, а из соединений связанного азота воды.

Физиолого-биохимическое изучение фиксации атмосферного азота у водорослей, не обладающих гетероцистами, только начинается. Еще недостаточно в нашем распоряжении сведений об условиях, при которых проявляется свойство фиксации элементарного азота у негетероцистных водорослей.

Приведенный в настоящем обзоре материал по этому вопросу противоречив и требует обширной экспериментальной проверки. Пока что целесообразно говорить лишь о возможных путях изучения свойства азотфиксации у *Cyanophyta*. Исследования в этом направлении быстро развиваются, и надо предполагать, что в ближайшем будущем в этот вопрос будет внесена достаточная ясность.

ЛИТЕРАТУРА

Бершова О. И., Ж. П. Коптева, Е. В. Танцюренко. (1968). Взаимоотношения синезеленых водорослей — возбудителей «цветения» воды — с бактериями. В кн.: Цветение воды. — Воропаева О. Г. (1969). Изучение некоторых видов синезеленых азотфиксирующих водорослей рисовых полей Средней Азии и Казахстана в связи с их массовым культивированием. Автореф. дисс. — Голлербах М. М., Е. К. Косинская, В. И. Полянский. (1953). Синезеленые водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР, 2. — Голлербах М. М., Э. А. Штина. (1969). Почвенные водоросли. — Горбунова Н. П., Дык Тьен Зыонг. (1969). Влияние азотного питания на формирование первых гетероцист в онтогенезе некоторых синезеленых водорослей. Вестн. МГУ, 6. — Горбунова Н. П., Дык Тьен Зыонг. (1970). Влияние концентрации азота в среде на образование гетероцист у некоторых синезеленых водорослей. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Горюнова С. В., Н. С. Одоевская, В. К. Орлеанский, Г. Н. Ржанова, М. А. Пушева. (1965). Синезеленые водоросли — азотфиксаторы и их практическое использование. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Горюнова С. В., Г. Н. Ржанова, В. К. Орлеанский. (1969). Синезеленые водоросли. — Гусева К. А. (1952). «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. общ., 4. — Еленкин А. А. (1936). Синезеленые водоросли СССР. — Зыонг Дык Тьеп. (1970). Влияние азотного питаиня на морфогенез некоторых гормогониевых водорослей. Автореф. дисс. — Коган Ш. И. (1966). Азотфиксирующие синезеленые водоросли из водоемов и почв Туркмении. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., наук, 3. — Коган Ш. И. (1967). Метод сбора планктонных водорослей для последующего их культивирования. Бот. ж., 52, 11. — Коган Ш. И., В. Е. Язкулиева. (1970). Новые виды азотфиксирующих синезеленых водорослей из водоемов ТССР. Изв. Туркм ССР, сер. биол. наук, 5. — Коган Ш. И., В. Е. Язкулиева. (1972). Коллекция культур азотфиксирующих синезеленых водорослей института ботаники АН ТуркмССР. Бот. ж., 57. 6. — Кондратьева Н. В. (1968). Определитель пресноводных водорослей Украинской ССР. — Коптева Ж. П. (1967). Азотфиксирующая способность некоторых синезеленых водорослей. Микробиол. ж., 29, 2. — Косенко Л. В. (1969). Изучение полисахаридсодержащих комплексов некоторых азотфиксирующих синезеленых водорослей. Автореф. дисс. — Красильников Н. А. (1956). Микрофлора высокогорных скальных пород и азотфиксирующая ее деятельность. Усп. совр. биол., 41, 2. — Кретович В. Л., З. В. Евстигнеева, Н. П. Львов, С. С. Мелик-Саркисян. (1972). Молекулярные механизмы фиксации азота атмосферы. Вестн. АН СССР, 3. — Кузнецоа С. И. (1952). Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. — Кучкарова М. А., О. Г. Воронаева, Т. Максудов. (1967). Отбор синезеленых водорослей — фиксаторов азота из рисовых полей и их культивирование. В сб.: Биологический азот и его роль в земледелии. — Кучкарова М., Т. Максудов. (1968). Данные о некоторых синезеленых водорослях, фиксирующих свободный азот воздуха. В сб.: Полезные дикорастущие растения Узбекистана и их использование. — Кучкарова М. А., Н. Н. Покровская. (1971). Выделение из природы и получение альгологически чистых культур азотфиксирующих синезеленых водорослей. В сб.: Биология, экология, география споровых растений Средней Азии. — Морарь С. Н. (1973). Особенности развития водорослей на рисовых полях Кубани. Автореф. дисс. — Негру М. А., В. И. Сабельникова. (1972). Распространение и азотфиксирующая способность *Anabaena sphaerica* f. *conoideae* Elenk. в почвах Молдавии. Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим. наук, 5. — Одинцова С. В. (1941). Образование селитры в пустыне. ДАН СССР, 32, 8. — Османова Р. А. (1968). Синезеленые водоросли почв южной Туркмении и их участие в накоплении азота. Автореф. дисс. — Панкратова Е. М. (1967). Влияние соединений азота на рост синезеленых водорослей и фиксацию ими молекулярного азота. Тр. Кировск. с.-х. инст., 40. — Панкратова Е. М. (1970). О роли азотфиксирующих синезеленых водорослей и сопутствующих им олигонитрофильных бактерий в фиксации свободного азота. Бот. ж., 55 11. — Панкратова Е. М., А. С. Вахрушев. (1971). Определение фиксации атмосферного азота синезелеными водорослями в природных условиях. Почвоведение, 12. — Перминова Г. Н. (1964). Роль синезеленых водорослей в азотном балансе дерново-подзолистой почвы. Автореф. дисс. — Сачкова О. П. (1969). Некоторые физиолого-биохимические особенности азотфиксирующих синезеленых водорослей *Anabaena oscillarioides* и *Hapalosiphon fontinalis*. Автореф. дисс. — Смирнова М. Н., Л. Г. Жарова, Н. Н. Хмелева, В. А. Ворон. (1969). Сравнительное исследование роста и азотфиксации синезеленых водорослей, выделенных из различных местообитаний. Бот. ж., 54, 5. — Таха М. С. (1963). Влияние концентрации различных компонентов среды на рост и азотфиксацию синезеленых водорослей. Микробиология, 32, 4. — Таха М. С. (1964). Влияние соединений азота на рост синезеленых водорослей и фиксацию ими молекулярного азота. Микробиология, 33, 3. — Тохри П. М. (1972). Влияние интенсивности света на рост азотфиксирующих синезеленых водорослей при массовом культивировании. В сб.: Флора и значение споровых растений Средней Азии. — Шлегель Г. (1972). Общая микробиология. — Штина Э. А., Л. С. Балезина, Е. М. Панкратова, Г. Н. Перминова, А. Н. Третьякова, Л. А. Юнг. (1967). Распространение азотфиксирующих синезеленых водорослей в неорошаемых почвах СССР. Биологический азот и его роль в земледелии. — Юнг Л. А. (1967). Влияние синезеленых водорослей на почвенную микрофлору Тр. Кировск. с.-х. инст. 40. — Ahmad H., G. S. Venkataraman. (1971). Note on a strain of *Nostoc linckia* unable to use molecular nitrogen. Curr. Sci. (India), 40, 3. — Allen M. B. (1952). The cultivation of *Myxophyceae*. Arch. Microbiol., 17, 1. — Bone D. (1971). Nitrogenase activity and nitrogen assimilation in *Anabaena flos-aquae* growing in continuous culture. Arch. Mikrobiol., 80, 3. — Bortels H. (1940) Über die Bedeutung des Molybdane fur stickstoffbindende Nostocaceen. Arch. Microbiol., 2. — Cameron R. E., W. H. Fuller. (1960). Nitrogen fixation by some algae in Arisona soils. Soil Sci. Soc. America. Proc., 24, 5. — Carpenter E. J. (1972). Nitrogen fixation by a blue-green epiphyte on pelagic sargassum. Sci., 178, 4066. — Carpenter E. J. (1973). Nitrogen fixation by *Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii* in the southwestern Sargasso Sea. Deep-Sea Res., 20, 3. — Dadhich K. S., A. K. Varma. (1974). Comparative nitrogen fixation by different strains of the blue-green alga *Calothrix*. Indian J. Microbiol., 14, 1. — Davis E., R. G. Fischer. (1966). Photochemical reduction of elemental nitrogen by *Anabaena flos-aquae*. Nature, 212, 5059. — David K. A., S. Thomas. (1971). Nitrogenase activity and its relation to photosystems I and II of photosynthesis in heterocysts of a blue-green alga. Radiat. and Radioisotop. in Soil Stud. and Plant Nutrit. Proc. Symp., Hebbal. Bangalore, 1970. — De P. (1939). The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice field. Proc. Roy. Soc., 127. — Dugdale R. C., J. J. Goering, J. H. Rutner. (1964). High nitrogen fixation rates in the Sargasso Sea and the Arabian Sea. Limnol. Oceanogr., 2. — Fay P. (1969). Metabolic activities of isolated spores of *Anabaena cylindrica*. J. Exptl. Bot., 20, 62. — Fay P., H. D. Kumara, G. E. Fogg. (1964). Cellular factors affecting nitrogen fixation in the blue-green alga *Chlorogloea fritschii*. J. Gen. Microbiol., 35, 2. — Fay P., A. E. Walsby. (1966). Metabolic activities of isolated heteroeysts of the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Nature, 209, 5018. — Fay P., W. D. P. Stewart, A. E. Walsby, G. E. Fogg. (1968). Is the heterocyst the site of nitrogen fixation in blue-green algae? Nature, 220. — Fay P., S. A. Kulasoorija. (1972). Tetrazolium reduction and nitrogenase activity in heterocystous blue-green algae. Arch. Mikrobiol., 87, 4. — Fogg G. E. (1942). Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. Nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica* Lemm. J. Exptl. Biol., 19. — Fogg G. E. (1951). Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. II. Nitrogen fixation by *Mastigocladus laminosus* Cohn. J. Exptl. Bot., 2, 4. — Fogg G. E. (1956). The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae. Bacteriol. Rev., 20, 3. — Fogg G. E. (1960). The extracellular products of algae. Proc. sympos. on algology YCAR N. Delhi. — Fogg G. E., W. D. P. Stewart. (1968). In situ determinations of biological nitrogen fixation in Antarctica. Brit. Antarct. Surv. Bull., 15. — Gallon J. R., T. A. La Rue, W. G. Z. Kurz. (1972). Characteristics of nitrogenase activity in broken cell preparations of the blue-green alga *Gloeocapsa* sp. LB 795. Canad. J. Microbiol., 18. 3. — Goering J. J., R. C. Dugdale, D. W. Menzel. (1966). Estimates of in situ rates of nitrogen uptake by *Trichodesmium* sp. in the tropical Atlantic Ocean. Limnol. Oceanogr., 11. — Gorkom H. J., M. Donze. (1971). Localization of nitrogen fixation in *Anabaena*. Nature, 234, 5326. — Granhall Ulf. (1970). Acetylene reduction by blue-green algae isolated from Swedish soils. Oikos, 21, 2. — Haystead A., R. Robinson, W. D. P. Stewart. (1970). Nitrogenase activity in cell-free

extracts of heterocystous and non-heterocystous blue-green algae. Arch. Mikrobiol., 74. — Haystead A., W. D. P. Stewart. (1972). Charasteristics of the nitrogenase system of the blue-green algae *Anabaena cylindrica*. Arch. Mikrobiol., 82, 4. — Herriset A. (1952). Influence de la lumière sur la fixation biologique de l'azote par le *Nostoc commune*. Bull. Soc. Chim. Biol., 34. — Horne A. J., J. E. Dillard, D. K. Fujita, C. R. Goldman. (1972). Nitrogen fixation in Clear Lake, California. II. Synoptic studies on the autumn Anabaena bloom. Limnol. a. Oceanogr., 17, 5. — Horne A. J., C. Goldman. (1972). Nitrogen fixation in Clear Lake, California. I. Seasonal variation and the role of heterocysts. Limnol. a. Oceanogr., 17, 5. — Jones J. (1930). An investigation into the bacterial associations of some *Cyanophyceae* with especial reference to their nitrogen supply. Ann. Bot., 44. — Kratz W. A., J. Myers. (1955). Nutrition and growth of several blue-green algae. Amer. J. Bot., 42. — Kulasooriya S. A., Norma Lang, P. Fay. (1972). The heterocysts of blue-green algae. III. Differentiation and nitrogenase activity. Proc. Roy. Soc., London., 181, 1063. — Kurz W., T. A. La Rue. (1971). Nitrogenase in *Anabaena flos-aquae* filaments lacking heterocysts. Naturwissensch., 58, 8. — Laboraya V. K., A. K. Mitra. (1970). Fixation of elementary nitrogen by *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot and *Scytonema bohneri* Schmidle in pure and unialgae cultures. Experientia, 26, 1. — Ley Shang-hao, Yeh Tsing-chuan, Lin Fuji, Wang Lih-mei, Ts'ui Shi-Kiung. (1959). The effect of nitrogen-fixing blue-green algae on the yields of rice plant. Acta Hydrobiol. Sinica, 4. — Lund J. (1965). The ecology of the freshwater phytoplankton. Biol. Rev., 40. — Meiklejohn J. (1968). New nitrogen fixers from Rhodesian soils. Transact. 9th Intern. Congr. of soil Sci., Adelaida, Australia, 11. — Mickelson J. C., E. B. Davis, R. G. Tischer. (1967). The effect of various nitrogen sources upon heterocyst formation in *Anabaena flos-aquae* A-37. J. Exptl. Bot., 18, 56. — Mitra A. K. (1965). Further studies on the effect of concentration of nitrogenous salts on the formation of heterocysts in the *Cyanophyta*. Proc. Nat. Acad. Sci. India, 35, 1. — Mitra A. K., D. C. Pandey. (1966). On a new genus of the blue-green algae *Chlorogloeopsis* with remarks on the production of heterocysts in the alga. Phykos, 5, 1—2. — Moore A. W. (1969). Azolla: biology and agronomic significance. Bot. Rev., 35., 1. — Naguib M. L., M. A. Shakeeb. (1971). Nitrogen metabolism of *Nostoc muscorum* and *Phormidium fragile*. Indian J. Exptl. Biol., 9, 4. — Neilson A., R. Rippka, R. Kunisawa. (1971). Heterocyst formation and nitrogenase synthesis in *Anabaena* sp. A kinetic study. Arch. Mikrobiol., 76. — Nehring D. (1964). Untersuchungen über die Bindung von elementaren Stickstoff durch Microorganismen (Blaualgen). Fischerei, 12. — Ogawa R. E., J. E. Carr. (1969). The influence of nitrogen on heterocyst production in blue-green algae. Limnol. and Oceanogr., 14, 3. — Ohmori M., H. Akihiko. (1971). Heterocyst and nitrogen fixation in *Anabaena cylindrica*. Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, Tokyo. — Okuda A., M. Yamaguchi. (1956). Distribution on nitrogen-fixing microorganisms accompanying *Diatomaceae*. Preliminary report. J. Gen Ter. a. Appl. Microbiol., 8, 3. — Pankow H. (1964). Die Bindung von Luftstickstoft durch zwei weitere Blaualgen-Arten: *Fisherella muscicola* und *F. major*. Naturwissenchaften, 51, 11. — Pattnaik H. (1966). Growth and nitrogen fixation by *Westiellopsis prolifica* Janet. Ann. Bot., 30, 118. — Pringsheim E. G. (1968). Cyanophyceen-Studien. Arch. Mikrobiol., 63, 4. — Rippka R., A. Neilson, R. Kunisawa, G. Cohen-Bazire. (1971). Nitrogen fixation by unicellular blue-green algae. Arch. Mikrobiol., 76, 4. — Saubert S., N. Grobbelaar. (1962). The identification and nitrogen fixation of some free-living micro-organisms from the Northern Transvaal. S.-Afrik. J. Agricult. Sci., 5, 2. — Singh R. N. (1942). The fixation of elementary nitrogen by some of commonest blue-green algae from the paddy fields soils of the United provinces and Bihar. Indian J. Agric. Sci., 12. — Singh R. N. (1961). Role of blue-green algae in nitrogen economy of Inlian agriculture. — Singh R. N., H. N. Singh. (1964). Ultra-violet induced mutants of blue-green algae. II. *Anabaena doliolum* Bharadwaja. Arch. Mikrobiol., 48, 2. — Singh H. N., H. D. Kumar. (1971). Physiology of heterocyst production in the blue-green alga *Anabaena doliolum*. I. Nitrate and light controls. Zeitschr. Allg. Mikrobiol., II, 7. — Smith R. V., M. C. W. Evans. (1970). Soluble nitrogenase from vegetative cells of the blue-green alga *Anabaena cylindrica*. Nature, 225, 5239. — Singh V. P., K. Tiehao. (1973). Nitrogen source and heterocyst differentiation in *Aulosira fertilissima*. I. Effect of ammonia and nitrate nitrogen on heterocyst differentiation. Phykos, 12, 1—2. — Stewart W. D. P. (1963). Liberation of extracellular nitrogen by two nitrogen-fixing blue-green algae. Nature, 200, 4910. — Stewart W. D. P. (1965). N-turnover in marine and brackish habitats. Ann. Bot., 29 (114). — Stewart W. D. P. (1966). Nitrogen fixation in plants. — Stewart W. D. P. (1969). Biological and ecological aspects of nitrogen fixation by free-living microorganisms. Proc. Roy. Soc., 172, 1029. — Stewart W. D. P. (1971). Physiological studies on nitrogen-fixing blue-green algae. Plant a. Soil, special volume. — Stewart W. D. P. (1973). Nitrogen fixation. Biol. Blue-green Algae. — Stewart W. D. P., G. P. Fitzgerald, R. H. Burris. (1968). Acetylene reduction by nittrogen-fixing blue-green algae. Arch. Mikrobiol., 62. — Stewart W. D. P., A. Haystead, H. W. Pearson. (1969). Nitrogenase activity in heterocysts of blue-green algae, Nature, 224, 5216. — Stewart W. D. P., M. Lex. (1970). Nitrogenase activity in the blue-green alga *Plectonema boryanum* strain 594. Arch. Mikroboil., 73, 3. — Subrahmanyan R., M. N. Sahay. (1964). Observation on nitrogen-fixation by some blue-green algae and

remarks on its potentialities in rice culture. Proc. Indian Acad. Sci., 60. — Subrahmanyan R., M. N. Sahay. (1965). Observation on nitrogen-fixation and organic matter produced by *Anabaena circinalis* Rabh. and their significance in rice culture. Proc. Indian. Acad. Sci., A 61, 3. — Talpasayi E. R. S., K. S. Kale. (1967). Induction of heterocysts in the blue-green alga *Anabaena ambigua*. Current. Sci. (India), 36, 8. — Taylor B. F., Chun C. Lee, John S. Bunt. (1973). Nitrogen-fixation associated with the marine blue-green alga *Trichodesmium*, as measured by the acetylene-reduction technique. Arch. Mikrobiol., 88, 3. — Thomas J. (1970). Absence of the pigments of photosystem II of photosynthesis in heterocysts of a blue-green alga. Nature, 228. — Thomas J., K. A. David. (1971). Studies on the physiology of heterocyst production in the nitrogen-fixing blue-green alga *Anabaena* sp. L-31 in continuous culture. J. Gen. Microbiol., 66, 2. — Thomas J., K. A. David. (1972). Site of nitrogenase activity in the blue-green alga *Anabaena* sp. L-31. Nature, new biology, 238. — Tiwari G. L. (1971). Fixation of elementary nitrogen by *Scytonema geitleri* Bharadwaja in pure and unialgal cultures. Curr. Sci. (India), 40, 12. — Tomaselli L., G. Florenzano. (1971). Heterotrophy and nitrogen fixation in several blue-green algae from soil. Zblt. Bakteriol., Parasitenk., Infectionskrankh. und Hyg. Abt. 2, 126. 4. — Venkataraman G. S. (1961). The role of blue-algae in agriculture. Sci. a. Cult., 27, 1. — Venkataraman G. S., K. M. Jacob, S. K. Goyal. (1964). Nitrogen fixation by the endophytic algae from coralloid roots of *Cycas revoluta*. Proc. Nat. Acad. Sci., India. sect. B., 34, 2. — Venkataraman G. S., S. Neelakantan. (1967). Effect of the cellular constituents of the nitrogen-fixing blue-green alga *Cylindrospermum muscicola*, on the root growth of rice plants. J. Gener. a. Appl. Microbiol., 13. — Warmling P. (1973). Nitrogen fixation on rocks in Oslofjord. Bot. Marina, 16. — Watanabe A. (1959a). On the mass-culturing of nitrogen fixing blue-green algae *Tolypothrix tenuis*. Studies Tokugava Inst., 7, 21. — Watanabe A. (1959б). Distribution of nitrogen-fixing blue-green algae in various areas of South and East Asia. J. Gen. Appl. Microbiol., 5, 1—2. — Watanabe A., S. Nishigaki, C. Konishi. (1951). Effect of nitrogen-fixing blue-green algae on the growth of rice plants. Nature, 168, Ч. 278. — Watanabe A., Y. Yamamoto. (1971). Algal nitrogen fixation in the tropics. Plant and Soil, sp. vol. — Wilcox M. (1970). One-dimensional pattern found in blue-green algae. Nature, 228, 5258. — Williams A. P., R. H. Burris. (1952). Nitrogen fixation by blue-green algae and their nitrogenous composition. Amer. J. Bot., 39, 5. — Winter G. (1935). Über die Assimilation des Luftstickstoffs durch endophytische Blaualgen. Beitr. Biol. Pflanz., 23. — Wolk C. P. (1967). Physiological basis of the pattern of vegetative growth of blue-green algae. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 57, 5. — Wolk C. P., R. D. Simon. (1969). Pigments and lipids of heterocysts. Planta, 86, 1. — Wolk C. P., S. M. Austin, J. Bortins, A. Galonsky. (1974). Autoradiographic localization of ^{13}N after fixation of ^{13}N-labeled nitrogen gas by a heterocyst-forming blue-green alga. J. Cell Biol., 61, 2. — Wyatt J. T., J. K. Silvey. (1969). Nitrogen fixation by *Gloeocapsa*. Sci., 165, 3896. — Zehnder A. (1963). Kulturversuche mit *Gloeotrichia echinulata* (J. E. Smith) P. Richter. Schweiz. Zeitschr. Hydrologie, 25, 1.

Кировский
сельскохозяйственный институт.

Получено 20 IV 1973.

УДК (048)537.533.35 : 661.183.5

А. И. Прошкина-Лавренко

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ТОНКОЙ СТРУКТУРЫ ПАНЦИРЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В 1962—1973 гг.

(Обзор работ Г. Р. Хасле)

A. I. PROSCHKINA-LAVRENKO. ELECTRON-MICROSCOPICAL STUDY ON FINE STRUCTURE OF THE DIATOM FRUSTULES, 1962—1973. (A REVIEW OF WORKS BY G. R. HASLE)

Известная исследовательница фитопланктона морей и океанов Грета Риттер Хасле с 1962 года занялась электронно-микроскопическим изучением тонкой структуры (ультраструктуры) панцирей и створок диатомей с целью использовать полученные данные для их таксономии. Эти исследования продолжаются и расширяются.

Метод исследования, принятый Хасле, остается постоянным. Из выбранных для изучения родов или их секций берется возможно большее количество видов из разных местонахождений, у них тщательно исследуется структура панцирей и створок с помощью обычного светового микроскопа (СМ) и параллельно с использованием электронных микроскопов: обычного типа (ЭМ), трансмиссионного (ТЭМ), и сканирующего (СЭМ) и детально описывается. Оба диагноза сравниваются, выявляются характерные признаки вида, невидимые в СМ, даются таксономические примечания к виду и микрографии, выполненные с помощью СМ и электронных микроскопов при разных увеличениях. Приняв во внимание морфологию и ареал изученной таким способом диатомеи, уточняется таксономическое положение этого вида и выявляются родственные связи.

Техника исследования с течением времени менялась в связи с улучшением способов исследования и усовершенствованием электронных микроскопов. Удаление органического вещества из клеток диатомей в начале 60-х годов производилось по способу Сватманна (Swatmann, 1941), позже по Свифту (Swift, 1967), а в последние годы — преимущественно по Хасле и Фрикселл (Hasle, Fryxell, 1970). Из микроскопов только световой (оптический) микроскоп Leitz Ortholux неизменно использовался для всех исследований, а электронные микроскопы со временем менялись. В 60-х годах использовались ЭМ фирм JEM-75392 и Siemens Elmiscop-I, а позже ТЭМ, Stereoscan II и Stereoscan Mk IIa. Хасле в большинстве своих статей указывает использованную методику и инструменты.

Ниже приводится очень кратко содержание 18 статей (363 стр., 1103 микрографии и отдельные рисунки), опубликованных Хасле с 1962 по 1973 г. Все эти статьи посвящены исследованию структуры створок и панцирей диатомей центричного и пеннатного типов, поэтому их удобнее рассматривать не в хронологическом порядке публикации, а по содержанию. В первую группу включены статьи, в которых рассматриваются диатомеи пеннатного типа, имеющие довольно простую симметричную структуру створок. Вторая группа состоит из статей с описанием структуры диатомей центричного типа, структура их очень сложная, радиальная, спиральная и тангентальная.

I. Исследования структуры у диатомей пеннатного типа

Этой группе диатомей посвящено 8 работ (1964, 1965а, б, 1967, 1968а, 1971, 1972а, г) общим объемом 197 стр. с 735 иллюстрациями. Одно из этих исследований (1967) стоит обособленно от прочих семи, связанных между собой общностью содержания. Оно выполнено Хасле с участием Мендиола (Hasle, Mendiola, 1967) и посвящено двум родам: *Thalassionema* Grun. и *Thalassiothrix* Cl. et Grun. (сем. *Fragilariaceae*). Внимание к этим двум родам вызвало предварительное изучение их ультраструктуры в ЭМ, показавшее сходство некоторых видов этих близких родов. Для проверки было взято по 3 вида каждого из этих родов (*Thalassionema bacillaris* (Heiden) Kolbe, *Th. nitzschioides* (Grun.) Hust., *Th. elegans* Hust.; *Thalassiothrix frauenfeldii* (Grun.) Grun., *Th. longissima* Cl. et Grun., *Th. antarctica* Schimper).

Проверочные исследования этих 6 видов в СМ и ЭМ показали, что ультраструктуры *Thalassionema bacillaris* и *Thalassiothrix frauenfeldii* сходны между собой, они также сходны и у *Thalassionema nitzschioides* и *Thalassiothrix longissima*.

Таким образом подтвердилось очень близкое родство этих родов, но авторы ограничились большим количеством иллюстраций (53 микрографии) этих видов и никаких таксономических выводов не сделали.

Основные исследования в группе пеннатных диатомей Хасле уделила родам *Nitzschia* Hassal и *Fragilariopsis* Hust. (сем. *Nitzschiaceae*). Чрезвычайно большой и трудный род *Nitzschia* давно требует внимания систематиков. Он разделен на 16 секций. Хасле избрала для изучения структуры 16 видов из двух близких секций *Lanceolatae* и *Nitzschiella* (*Lanceolatae*: *Nitzschia braarudii* Hasle, *N. bicapitata* Cl., *N. sicula* var. *bicuneata*

(Grun.) Hasle, *N. sicula* var. *rostrata* Hust., *N. americana* Hasle, *N. norvegica* Hasle; *Nitzschiella*: *Nitzschia closterium* W. Sm., *N. closterium* var. *striatula* Hasle, *N. longissima* (Bréb.) Ralfs, *N. droebakensis* Hasle, *N. lecointei* V. Heurek, *N. decipiens* Hust., *N. granii* Hasle, *N. granii* var. *curvata* Hasle, *N. acicularis* W. Sm., *N. subcurvata* Hasle).

Изучение этих видов показало, что не всякая структура, видимая в СМ, идентична ультраструктуре, видимой в ЭМ. Используя в качестве основных признаков ультраструктуру, Хасле приходилось выделять новые виды и формы, давать новые наименования, констатировать недостатки в диагнозах и ошибочное распределение видов по секциям. Так, например, 4 вида из секции *Nitzschiella* и 2 вида из секции *Lanceolatae* имели псевдоузлы, тогда как этот признак является одним из основных для разделения этих секций. Второй пример — межреберные пунктирные штрихи, характерные для секции *Nitzschiella*, были обнаружены у двух видов из секции *Lanceolatae*. Подобные ошибки свидетельствуют о том, что эти секции нуждаются в основательной ревизии (Hasle, 1964).

Результаты изучения этих двух секций побудили Хасле исследовать еще одну близкую к ним секцию (группу) *Pseudonitzschia* (Hasle, 1965a). Клетки у видов этой секции длинные, узкие, линейно-ланцетные, у большинства соединенные концами в нитевидные колонии. Структура створок в СМ невидимая или едва различимая, поэтому приходится классифицировать виды по другим морфологическим признакам и размерам клеток, а эти признаки очень сходны и при этом, естественно, возможны ошибки. ЭМ, обнаруживающий все детали ультраструктуры, дает полную уверенность в безошибочном определении видов. Виды при рассматривании в ЭМ различаются по положению каналовидного шва, форме центрального узелка, по количеству ребрышек, по положению их относительно каналов шва, по межреберным пунктирным штрихам и пр. Эти сведения получила Хасле в результате исследования 19 видов и форм секции *Pseudonitzschia* (*N. fraudulenta* Cl., *N. seriata* Cl., *N. seriata* f. *obtusa* Hasle, *N. pseudoseriata* Hasle, *N. heimii* Mangnin, *N. subfraudulenta* Hasle, *N. pungens* Grun., *N. pungens* f. *multiseriata* Hasle, *N. subpacifica* Hasle, *N. delicatissima* Cl., *N. turgidula* Hust., *N. prolongatoides* nom. nov., *N. turgiduloides* nom. nov., *N. lineolata* Cl., *N. barkleyi* Hust., *N. inflatula* Hasle, *N. cuspidata* Hasle, *N. actydrophila* Hasle, *N. delicatula* Hasle).

Позднее Хасле еще 2 раза возвращалась к секции *Pseudonitzschia*. Она описала новый вид из этой секции — *Nitzchia pungiformis*, который по ультраструктуре очень легко отличается от изученных ею близких видов *N. pungens* и *N. seriata* (Hasle, 1971). Следующая статья посвящена *Nitzschia seriata* и 6 близко родственным видам (*N. fraudulenta* Cl., *N. pseudoseriata* Hasle, *N. pungens* Grun., *N. subfraudulenta* Cl., *N. subpacifica* Hasle, *N. heimii* Manguin), морфология и ультраструктура которых была описана ею раньше (Hasle, 1965a). Теперь же Хасле останавливается на распроотранении этих видов в океанах и морях земного шара и, приняв во внимание температурный режим и соленость в районах их обитания, приходит к следующему заключению. *Nitzschia seriata* не является космополитом, как ее считают. Она обитает только на широтах от 85 до 45° с. ш., а *N. heimii* обитает в южном полушарии от 50 до 40° ю. ш., остальные 5 видов имеют широкое распространение — от 65 с. ш. до 40° ю. ш. Исходя из этих данных, Хасле (в порядке обсуждения) объединяет эту группу, состоящую из 7 видов, в комплекс *Nitzschia seriata* в отличие от комплекса *N. delicatissima*. Оба комплекса входят в группу *Pseudonitzschia* (Hasle, 1972a).

Второй род из сем. *Nitzschiaceae*, интересовавший Хасле, был *Fragilariopsis*, описанный Хустедтом (Hustedt, 1952, 1958a, б). Таксономическое положение его было не вполне ясно, поэтому Хасле весьма тщательно исследовала 13 видов этого рода (*Fragilariopsis atlantica* Paasche, *F. oceanica* (Cl.) comb. nov., *F. kerguelensis* (O'Meara) Hust., *F. obliquecostata* (V. H.) Heiden, *F. ritscheri* Hust., *F. pseudonana* nom. nov., *F. rhombica* (O'Meara) Hust., *F. separanda* Hust., *F. sublinearis* (V. H.) Heiden, *F. vanheurckii* (M. Perag.) Hust., *F. curta* (V. H.) Hust., *F. cylindrus* (Grun.) Krieger, *F. linearis* (Castr.) Freng.).

Изучение ультраструктуры этих видов показало ее сходство с таковой у видов *Nitzschia* из секции *Pseudonitzschia*; основное отличие состояло в форме колоний и створок, но ультраструктура оказалась идентичной (Hasle, 1965б). Хасле не считала это исследование законченным, потому что ей не удалось обнаружить шов у одного из исследованных видов — *Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hust. Поэтому позже она продолжила изучение этого вида с помощью СЭМ и обнаружила у него типичный для этого рода каналовидный шов с центральным узелком, но конечные узелки у него отсутствовали (Hasle, 1968а).

Суммируя все данные, полученные в результате изучения рода *Fragilariopsis*, Хасле пришла к выводу, что *Fragilariopsis* не представляет самостоятельного рода, его можно рассматривать только как особую секцию рода *Nitzschia*. В эту секцию должны входить вышеисследованные 13 видов, 8 морских видов, которые уже признаны как род *Nitzschia*, и 1 ископаемый вид. Хасле дала диагноз секции *Fragilariopsis* и уточнила таксономическое положение ее среди прочих секций рода *Nitzschia* (Hasle, 1972г).

На этом изучение диатомей пеннатного типа было закончено. Исследования Хасле показали, что структура диатомей, видимая в СМ, не вполне раскрывается в ее деталях. В связи с этим в современной классификации у родовых, видовых и внутривидовых таксонов имеется много ошибок, которые могут быть обнаружены и исправлены только с помощью ЭМ, ТЭМ и СЭМ.

II. Исследование структуры у диатомей центричного типа

Изучение этой группы диатомей выполнено Хасле самостоятельно (1962а, б, 1968б, 1972б, в, 1973) и в соавторстве с Фрикселл и Хеймдал (1968, 1970, 1971, 1972). Результаты опубликованы в десяти статьях, содержащих 166 стр. с 366 иллюстрациями. Была изучена структура и ультраструктура видов двух родов — *Cyclotella* Kütz. и *Thalassiosira* Cl. (сем. *Coscinodiscaceae*).

Исследование рода *Cyclotella* носило ориентировочный характер (Hasle, 1962а). Для изучения ультраструктуры было взято 3 вида: *Cyclotella caspia* Grun., *C. atomus* Hust., *C. striata* (Kütz.) Grun. Детали радиальных штрихов, а часто и сами штрихи, неразличимы в СМ вследствие малых размеров створок (3—12 мкм), но ЭМ показал, что ультраструктура у первых двух видов, состоящая из радиальных пороидных штрихов, идентична. Экология и ареалы их также указывают на их близость. Поэтому Хасле предположила, что эти 2 вида следует объединить в 1 таксон. Третий вид *Cyclotella striata* крупнее по размерам и структура его сложнее. Радиальные штрихи состоят из двурядных пороидов, на центральном поле 2 эксцентрично расположенные слизевые поры, а вокруг него бесструктурное кольцо отсутствует. Материал был очень ограниченный, что не позволило автору детально изучить этот вид и сделать выводы.

Остальные 9 работ посвящены исследованию интересного рода *Thalassiosira*, имеющего сложную структуру панциря. Точное таксономическое положение этого рода было неясное. Большинство систематиков относило его виды к роду *Coscinodiscus* Ehr., другие считали его самостоятельным родом, а Cleve-Euler (1942) выделила в подрод рода *Coscinodiscus*.

Первое исследование этого рода, предпринятое Хасле, носило ориентировочный характер. Она изучила у *Thalassiosira fluviatilis* Hust. структуру и ультраструктуру створки в СМ и ЭМ и описала их. Ее поразила резкая разница между структурой, известной ранее по исследованиям ее в СМ, и ультраструктурой, видимой в ЭМ, особенно такие элементы, как центральные поры, а также краевые шипики и одиночный крупный шип, оказавшиеся полыми цилиндрами, соединенными с полостью клетки и выполнявшими, по-видимому, различные функции (Hasle, 1962б).

Следующая работа Хасле, выполненная совместно с Хеймдал (Hasle, Heimdal, 1968), явилась углублением исследования ультраструктуры этого же рода на примере антарктического вида *Thalassiosira antarctica* Comber. Изучая многочисленные экземпляры этого вида, авторы установили его близкое родство с *Th. hyalina* Gran и *Th. gravida* Cl., о чем подозревали некоторые систематики на основании исследования этих видов в СМ.

Достаточно детально изучив ультрастуктуру нескольких видов рода *Thalassiosira* и заинтересовавшись строением и функцией различного типа выростов на створках, Хасле занялась специально выростами, посвятив им 2 статьи (1968б, 1972б). В первой из них на основании изучения 20 видов *Thalassiosira* Хасле указывает, что у этого рода существуют шипики центральные, краевые, промежуточные между ними, одиночный шип или добавочный вырост, иногда расположенный между центром и краем створки. Однако не существует единообразия ни в расположении, ни в форме, ни в строении, ни в количестве выростов (шипиков). Хасле предложила избрать выросты в качестве основного признака, позволяющего установить видовые таксоны и классифицировать их в группы (Hasle, 1968б).

Второе исследование посвящено двум типам выростов у центричных диатомей. С помощью ТЭМ и СЭМ было выяснено их строение и функция. Центральные выросты (шипики) представлены более или менее высокими полыми трубками (цилиндрами), иногда расширенными на вершине, основание их окружено низким утолщенным ободком в виде муфты (обоймы), прерванной в четырех (редко в трех) местах, там, где открываются поры, что позволяет видеть стенки цилиндров до самого основания. Хасле назвала эти трубки «подпертыми трубками» (strutted tubuli). Их функции состоит в выделении плотной слизи, образующей студенистые тяжи, соединяющие смежные клетки в цепочковидную колонию. Краевые и промежуточные выросты, также трубчатые, иногда воронковидные на вершине, также открытые наружу и внутрь клетки, их функция — выделение слизи, покрывающей всю поверхность панциря. Эти выросты свойственны исключительно планктонным видам. Крупный непарный вырост тоже трубчатый, иногда он расширен на вершине, а внутрь клетки он открывается узкой щелью с утолщенными краями в виде двух губ, Хасле предложила называть такие выросты двугубыми. Функция этого выроста осталась невыясненной (Hasle, 1972б).[1]

Для изучения морфологии выростов и их положения на створке диатомей центричного типа Хасле использовала 20 родов преимущественно планктонных диатомовых водорослей (*Actinocyclus*, *Actinoptychus*, *Asteromphalus*, *Aulacodiscus*, *Bacterosira*, *Charcotia*, *Coscinodiscus*, *Cyclotella*, *Cylindropyxis*, *Detonula*, *Hemidiscus*, *Lauderia*, *Planctoniella*, *Porosira*, *Roperia*, *Schroederella*, *Skeletonema*, *Stephanodiscus*, *Thalassionema*, *Trigonium*). Это расширило горизонты исследования и в дальнейшем привело Хасле к важным таксономическим выводам.

Одновременно с изучением выростов Хасле продолжала исследование сложной ультраструктуры рода *Thalassiosira* как самостоятельно, так и с соавторами. Совместно с Хеймдал (Hasle, Heimdal, 1970) она подробно описывает структуру в СМ и ультраструктуру в ТЭМ и СЭМ 6 видов *Thalassiosira* (*Th. delicatula* Hust., *Th. salvadoriana* Hust., *Th. pseudonana* (Hust.) Hasle, *Th. poro-irregulata* Hasle, *Th. ritscheri* (Hust.) Hasle, *Th. mendiolana* Hasle) и еще 5 других видов, не приводя подробного описания их структуры. В этом исследовании авторов интересовало расположение ареолированной структуры, они изучали створки от самых малых размеров до наиболее крупных (от 4 до 65 мкм) с радиальной, радиально-тангентальной, радиально-пучковидной, тангентальной и пучковидной структурой и краевыми шипиками, густо и редко поставленными.

---

[1] Одновременно с терминологией, предложенной Хасле, была опубликована более полная и удачная терминология на латинском и английском языках элементов ультраструктуры центричных диатомей, наблюдавшаяся в СЭМ Россом и Симс (Ross, Sims, 1972).

Хасле при участии Хеймдал, Фрикселл (Hasle, Heimdal, Fryxell, 1971) исследовала 2 антарктических вида: *Coscinodiscus inflatus* Karsten, у которого ряды ареол на створке расположены пучками, и *C. tumidus* Janisch с ареолами и тангентальных и эксцентрично-изогнутых рядах. Изучение этих видов в СМ, ТЭМ (ЭМ), СЭМ и использование чистых культур показало, что это один колониальный чрезвычайно полиморфный вид, причем полиморфизм наблюдался в клетках одной и той же цепочки. Он выражался в различной степени окремнения стенок створки, в размерах ареол, расположении рядов ареол, количестве шипиков и их положении на створках. Этот вид назван Хасле, согласно приоритету, *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle, comb. nov., дан диагноз и ареал вида. В конце статьи бегло рассмотрено 6 видов рода *Thalassiosira*.

Следующие 2 исследования Хасле посвящены двум видам, таксономическое положение которых было неясным. Первое из них отведено *Thalassiosira subtilis* (Ostf.) Gran (Hasle, 1972b). Этот вид был описан как *Podosira ? subtilis* Ostf., позже был уточнен как *Thalassiosira subtilis* (Ostf.) Gran. Вид этот очень похож на *Porosira glacialis* (Grun.) Jørg. =*Lauderia glacialis* Gran. В материале, собранном Хасле в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах, исследованном в СМ, ТЭМ и СЭМ, была найдена в общей слизи (свойственной этому виду) типичная *Thalassiosira subtilis* (Ostf.) Gran., правильность определения была проверена по материалам Остенфельда (сохранившихся с 1899 г.). Согласно современным наблюдениям, Хасле расширила диагноз этого вида и выяснила его распространение. Вместе с *Thalassiosira subtilis* (в общей слизи были найдены 2 близких к ней вида — *Th. monoporocyclus* и *Th. diporocyclus*, описанные Хасле как новые. Все 3 вида различаются между собой количеством колец шипиков (выростов) на створке и положением на ней двугубых выростов.

Второе исследование, выполненное совместно с Фрикселл (Fryxell, Hasle, 1972), написано в том же плане, что и предыдущее. Оно касается широко распространенного вида *Thalassiosira eccentrica* (Ehr.) Cl., описанного Эренбергом под названием *Coscinodiscus eccentricus* Ehr. Описание его было столь недостаточно, что этот вид можно было идентифицировать с близкими видами и даже с *Planktoniella* sol. Впоследствии этот вид Клеве перевел в род *Thalassiosira*, но никто из исследователей до последнего времени не наблюдал его в цепочках, характеризующих этот род в отличие от рода *Coscinodiscus*. Имеется упоминание Ван Гура (Van Goor, 1922), о том, что он видел цепочки, Такано (Takano, 1964) наблюдал цепочки в культуре, Прошкина-Лавренко (1955) описала и изобразила цепочку у этого вида. Хасле использовала оригинальный материал Эренберга (сохранившийся с 1841 г.) для проверки вида и установления экотипа, а современный материал послужил ей для расширения диагноза, установления колониальности (в культурах), типизации и сравнения с близкородственными видами. В этой же статье авторами описан новый вид *Thalassiosira symmetrica* Fryxell et Hasle, указано его распространение и экология.

Обширная информация, полученная Хасле в результате исследования около 30 видов *Thalassiosira* и 20 родов планктонных диатомовых, дало ей полное представление об элементах их ультраструктуры. Она пришла к заключению, что род *Thalassiosira* вполне самостоятельный и вместе с близкими 10 родами образует сем. *Thalassiosiraceae* (роды: *Thalassiosira* Cl., включая *Cylindropyxis* Hendey), *Skeletonema* Grev., *Stephanodiscus* Ehr., *Planktoniella* Schütt, *Cyclotella* Kütz., *Porosira* Jørg., *Minidiscus* Hasle (=*Coscinodiscus trioculatus* Taylor), *Detonula* Schütt, *Bacterosira* Gran и *Lauderia* Cl.). Хасле приводит латинский и английский диагнозы сем. *Thalassiosiraceae* и принимает для него в качестве типового род *Thalassiosira* Cleve (Hasle, 1973). В современной системе диатомовых водорослей Хустедта (Hustedt, 1927—1964) из 10 родов, входящих в состав сем. *Thalassiosiraceae* Hasle, три рода — *Detonula, Bacterosira* и *Lauderia* — включены в сем. *Soleniaceae* (подпорядок *Soleniineae*). Это связано с тем, что у этих родов панцири гиалиновые, их структура невидима в СМ и впервые была открыта с помощью ЭМ и СЭМ. Остальные 7 родов включались в очень близкое сем. *Coscinodisaceae.*

Подробные сведения о структуре родов, входящих в состав сем. *Thalassiosiraceae* Hasle, и об их родственных взаимоотношениях будут даны в последующей статье Хасле.

В настоящем обзоре приведено весьма краткое изложение исследований Хасле, посвященных проблеме таксономии диатомей.

В заключение надо сказать об инициативе Хасле, одной из первых применившей электронные микроскопы для уточнения таксономии диатомовых водорослей, об огромном труде, вложенном ею в осуществление поставленной перед собой задачи.

ЛИТЕРАТУРА

Cleve-Euler A. (1942). *Coscinodisci* et *Thalassiosirae* Fennosueciae. Eine kritische Übersicht. Bot. Notiiz., 3. — Ehrenberg C. G. (1841). Über noch jetzt. zahlreich lebende Thierarten der Kreide Bildung und der Organismus der Polythalamien. Abhandl. Konigl. Akad. Wiss., Phys. Mat. Kl. — Fryxell G. A., G. R. Hasle (1972). *Thalassiosira eccentrica* (Ehrenb.) Cleve, *T. symmetrica* sp. nov. and some related centric diatoms. J. Phycology, 8, 4. — Hasle G. R. (1962a). Three *Cyclotella* species from marine localities studied in the light and electron microscopes. Nova Hedwigia, 4, 3/4. — Hasle G. R. (1962б). The morphology of *Thalassiosira fluviatilis* from the polluted inner Oslofjord. Nytt. Mag. Bot., 9. — Hasle G. R. (1964). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the groups *Nitzschiella* and *Lanceolatae.* Skrift. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I, Mat. Nat. Kl., N. S., 16. — Hasle G. R. (1965a). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group *Pseudonitzschia.* Scrift. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I, Mat. Nat. Kl., N. S., 18. — Hasle G. R. (1965б). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* studied in the light and electron microscopes. III. The genus *Fragilariopsis.* Scrift. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I, Mat. Nat. Kl., N. S., 21. — Hasle G. R. (1968a). Observatlons on the marine diatom *Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meara) Hust. in the scanning electron microscope. Nytt Mag. Bot., 15, 3. — Hasle G. R. (1968б). The valve processes of the centric diatom genus *Thalassiosira.* Nytt. Mag. Bot., 15, 3. — Hasle G. R. (1971). *Nitzschia pungiformis* (*Bacillariophyceae*) a new species of *Nitzschia seriata* group. Norw. J. Bot., 18, 3—4. — Hasle G. R. (1972a). The distribution of *Nitzschia seriata* Cleve and allied species. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R. (1972б). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R. (1972в). *Thalassiosira subtilis* (*Bacillariophyceae*) and two allied species. Norw. J. Bot., 19, 2. — Hasle G. R. (1972г). *Fragilariopsis* Hustedt as a section of the genus *Nitzschia* Hassal. Beih. Nova Hedwigia, 39. — Hasle G. R. (1973). *Thalassiosiraceae*, a new diatom family. Norw. J. Bot., 20, 1. — Hasle G. R., G. A. Fryxell. (1970). Diatoms cleaning and mounting for light and electron microscopy. Transact. Amer. Microsc. Soc., 89, 4. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1968). Morphology and distribution of the marine centric diatom *Thalassiosira antarctica* Comber. J. Royal Microsc. Soc., 88, 3. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studies in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedwigia, 31. — Hasle G. R., B. R. Heimdal G. A. Fryxell. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. Biolog. Antarct. Seas, 4. Antarct. Res., Ser. 17. — Hasle G. R., B. R. de Mendlola. (1967). The fine structure of some *Thalassionema* and *Thalassiothrix* species. Phycologia, 6, 2/3. — Hnstedt F. (1952). Diatomeen aus der Lebensgemeinschaft des Bucklwals (*Megaptera nodosa* Bonn). Arch. Hydrobiol., 46. — Husfedt F. (1958a). Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsch. Antarkt. Exped. 1938/39, 2. — Hustedt F. (1958б). Phylogenetische Untersuchungen an Diatomeen. Öster. Bot. Zeitschr., 105 (1/3). — Ross R., P. Sims. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Brit. Phycol. J., 7. — Swatmann C. C. (1941). A simple method of cleaning fresh diatom gatherings. J. Quekett Microscop. Club, Ser. 4, 1 (4). — Swift E. (1967). Cleaning diatom frustules with ultraviolet radiation and peroxide. Phycologia, 6, 2/3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 XII 1973.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 577.486 : 633.2./3

Т. А. Работнов

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ ЛУГОВ

T. A. RABOTNOV. TO THE HISTORY OF DEVELOPMENT OF BIOGEOCOENOLOGICAL APPROACH IN GRASSLAND STUDY

Изучение лугов в нашей стране началось еще в прошлом веке; в дореволюционное время наиболее интенсивно оно проводилось в первую половину второго десятилетия XX столетия. В этот период по инициативе Департамента земледелия и некоторых земств были проведены значительные для того времени маршрутные и частично стационарные исследования лугов на территории некоторых губерний Европейской части нашей страны. В этих исследованиях приняли участие многие ботаники, в том числе В. В. Алехин, В. С. Доктуровский, А. П. Ильинский, Л. Г. Раменский, В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, ставшие впоследствии крупнейшими учеными в области геоботаники. Уже в то время луг понимался, во всяком случае некоторыми исследователями, как сложное природное образование. Так, один из самых выдающихся фитоценологов того времени И. К. Пачоский писал (1917): «Под словом луг мы понимаем известное угодие, т. е. такое целое, которое не только состоит из независимых друг от друга единиц растительного покрова, объединенных лишь известным внешним сходством и близким социальным строем, но и из других слагаемых, ничего не имеющих общего с растительностью, каковы: почва, рельеф, водный режим и т. д.».

Высказывались соображения о необходимости проведения комплексного почвенно-геоботанического изучения лугов. Это, в частности, нашло отражение в программе изучения лугов и болот, составленной Сукачевым (1913) и утвержденной на совещании, созванном Департаментом земледелия в 1914 г. для рассмотрения методов изучения лугов и болот. Особенно четко необходимость комплексного подхода к изучению лугов на этом совещании проявилась в докладе почвоведа А. П. Черного (1915). Черный (стр. 23) писал: «Если же обратиться к рассмотрению природных факторов, обусловливающих жизнь речной долины, то окажется, что таковыми являются: топография — рельеф территории речной долины; геология — геологические и почвообразующие породы, а также почва той же территории; атмосфера — условия климата и погоды, и биосфера — воздействие растительного и животного мира. Таким образом, чтобы правильно и всесторонне освоить жизнь лугов и болот, расположенных в пойме речной долины, необходимо изучение всех только что названных природных условий жизни речной долины и их взаимодействия». В этом высказывании достаточно четко проявился подход, который в настоящее время может быть назван биогеоценологическим. Здесь, возможно впервые в нашей стране, использован термин «биосфера» в том смысле, в котором применяется термин «биоценоз».

Разработке комплексного подхода в изучении лугов способствовало проведение стационарных исследований, при которых изучались не только растительность, но и почва и микроклимат. В основном в результате проведения стационарного изучения лугов на Княжедворском опытном пункте Сукачев (1919, 1922) разработал программу комплексного изучения лугов, в которую было включено изучение всех компонентов биогеоценозов, кроме микроорганизмов.

В советский период развития луговедения в нашей стране в определении биогеоценологического подхода к изучению лугов большое значение имели работы В. Р. Вильямса, в особенности опубликованная им в 1922 г. книга «Естественно-научные основы луговодства или луговедение». Вильямс рассматривал луг как сложное, динамическое природное образование, в состав которого входят автотрофные растения, гетеротрофные организмы, почва. Вильямс первый подчеркнул значение совместного существования автотрофов и гетеротрофов. Он придавал большое значение гетеротрофам в обеспечении автотрофов элементами минерального питания в результате минерализации ими органического вещества почвы. Вильямс разработал теорию дернового процесса, сущность которой состоит в том, что в почве с увеличением возраста луга происходит прогрессирующее накопление «мертвого органического вещества» и как следствие этого снижается обеспеченность растений элементами минерального питания и ухудшаются условия аэрации, что ведет к смене растительных сообществ. По сути дела изменения, происходящие в результате «дернового процесса», отражают несоответствие между поступлением в почву отмерших органов растений и способностью гетеротрофов, точнее сапротрофов, обеспечивать их минерализацию.

Идеи Вильямса, к сожалению, не получили в свое время должного развития; многие из его высказываний были восприняты его последователями догматически. Тем не менее Вильямса с полным правом можно считать одним из основоположников биогеоценологии в нашей стране. Есть основание считать, что на биогеоценологических позициях стоял также и другой выдающийся исследователь лугов СССР — Раменский. Поэтому последователи Вильямса и Раменского быстро и без колебаний восприняли учение о биогеоценозах, развитое Сукачевым.

Вильямс, помимо того, показал значение связей, существующих между отдельными природными системами, он обосновал представление, получившее в настоящее время признание в учении о системах биогеоценозов (Бяллович, 1973; Дылис, 1973).

Луга, расположенные в пониженных элементах рельефа, особенно в поймах и низинах, слагаются биогеоценозами, зависимыми от биогеоценозов, из которых в них поступает вода, содержащая растворенные в ней вещества и взмученные частицы. По Вильямсу (1919), большое народнохозяйственное значение таких лугов заключается в том, что они задерживают вымываемые с повышенных элементов рельефа минеральные вещества и препятствуют уносу их в реки, а из рек — в моря. Вильямс полагал, что только луга, расположенные в пониженных элементах рельефа, с растительностью, образованной многолетними травами, корневые системы которых функционируют круглый год, могут воспрепятствовать поступлению веществ в «большой геологический круговорот» и обеспечить возможность обращения их в «малом биологическом—хозяйственном круговороте веществ». С учетом этого положения Вильямс считал целесообразным водоразделы занимать лесами, склоны — пашней, низины и поймы — лугами. Таким образом, Вильямс высказал положение о целесообразном сочетании природных систем, рассматриваемых в настоящее время как биогеоценозы. Он считал, что элементы минерального питания растений, вымытые с пашни, поступая в низины, усваиваются луговыми травами и доставляются с сеном на скотный двор, а затем с навозом возвращаются на поля, т. е. придерживался положения «луг — мать поля». В настоящее время, в связи с резким снижением удельного веса лугового сена в кормовом балансе скота, в большинстве районов нашей страны это положение утратило свое былое значение. Помимо того, за более чем полувековой период со времени высказывания Вильямса, в нашей стране произошли значительные изменения в размещении сельскохозяйственных угодий. Земли, считавшиеся в прошлом «абсолютно луговыми» (низины, поймы), за последнее время широко осваивались под полевые и огородные культуры (иногда после проведения соответствующих мелиораций) и в настоящее время заняты уже не лугами. Сам вопрос — использование лугов как отстойников для осаждения взмученных частиц, смытых с полей, и как биологических фильтров для улавливания растворенных веществ в воде, стекающей с водосборов, — изучен недостаточно для соответствующих рекомендаций производству. Однако этот вопрос приобретает особую актуальность в настоящее время в связи с прогрессирующей эутрофизацией водоемов (результат применения на полях минеральных удобрений), а также в связи с поступлением в них пестицидов, используемых на полях. Идея использования лугов, а возможно и других типов биогеоценозов как барьера для выноса в водоемы элементов минерального питания растений и пестицидов очень заманчива. При разработке этой проблемы следует использовать представление о системах биогеоценозов.

На иной аспект межбиогеоценозных связей обратил внимание В. Н. Хитрово (1915). Придавая большое значение семенному размножению луговых растений, он считал, что луга склонов к балкам и поймам рек играют большую роль как семенники, обеспечивающие семенами ценных кормовых трав луга, расположенные в пониженных элементах рельефа.

ЛИТЕРАТУРА

Бяллович Ю. П. (1973). Системы биогеоценозов. В кн.: Проблемы биогеоценологии. — Вильямс В. Р. (1919). Общее земледелие. Часть первая. В собр. соч. (1949). 3 — Вильямс В. Р. (1922). Общее земледелие. Часть II. Естественноисторические основы луговодства или луговедение. — Дылис Н. В. (1973). Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. В кн.: Проблемы биогеоценологии. — Пачоский И. К. (1917). (Рецензия). В. Алехин. Растительность лугов р. Цны и нижнего течения Мокши. Тр. Бюро по прикл. бот., 4. — Сукачев В. Н. (1913). Программа почвенно-ботанического обследования лугов. Матер. по организ. и культ. корм. площади, 3. — Сукачев В. Н. (1919). Общие задачи, программа и организация изучения растительных сообществ в долине р. Чу Пишпекского у. Семиреченской области. Матер. к проекту орош. долины р. Чу в Семиреч. обл., 7. — Сукачев В. Н. (1922). О задачах и программе деятельности отдела прикладной ботаники. Тр. Княжедворск. обл. с.-х. станции, I, 1. — Хитрово В. Н. (1915). О принципах классификации лугов. Матер. по организ. и культ. корм. площади, 12. — Черный А. П. (1915). К вопросу об исследовании пойменных лугов и болот речных долин. Матер. по организ. и культ. корм. площади, 12.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

Получено 29 VIII 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 633.2./3 : 351.455 (571.5)

А. А. Горшкова. Степные пастбища Забайкалья. Восточно-Сибирское книжное издательство, Иркутск, 1973 : 1—159. Цена 26 коп.

R. SH. KASHAPOV, B. M. MIRKIN. *A. A. GORSHKOVA.*
STEPPE PASTURES OF TRANS-BAIKAL REGION. 1973

Небольшая и хорошо оформленная книжка А. А. Горшковой вводит читателя в самый широкий круг вопросов экологии, биологии и фитоценологии основных пастбищных растений Читинской области. Автором избран популярный стиль изложения, однако за этой популяризацией стоит большой фактический материал, который хорошо осмыслен и сопоставлен с литературой; книга представит одинаковый интерес и для агронома и для специалиста-геоботаника, изучающего степные пастбища.

Книгу открывает краткий очерк природных условий, характеризуются рельеф, почвы, климат, растительность. Очевидно, лучше было бы начать с рассмотрения климата, а не почв, так как он является фактором их формирования. Далее следует большая, около сорока страниц, глава о пастбищных и сорных растениях. В краткой форме дается характеристика 35 видов, рассматриваются биоморфология, ритмика развития, фитоценология и хозяйственная характеристика каждого вида. В целом обзор написан хорошо и позволяет представить основные растения пастбищ территории. Однако некоторые положения Горшковой представляются спорными. Так, представляется неправомочным утверждение о неустойчивости к выпасу востреца ложнопырейного. По нашим наблюдениям в северных районах Монголии, этот вид на пастбищах при усилении выпаса не выпадает из травостоя, а усиленно развивается, формируя небольшие побеги; это наблюдение недавно было статистически подтверждено Д. Банзрагчем и О. Чогний (1974), которые установили положительную зависимость величины проективного покрытия востреца от пастбищной нагрузки.

Рассматривая основные типы пастбищ, Горшкова считает «тип пастбища» синонимом «формации». Это упрощение понятия «тип пастбища», которое является в первую очередь понятием экологическим, может оказаться неудачным при доминанте с широким экологическим ареалом. К счастью автора, он столкнулся со сравнительно стенотопными доминантами и потому выделенные им нителистниковые (с *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam.), ковыльные (со *Stipa baicalensis* Roshev.) и типчаковые (с *Festuca lenensis* Drob.) формации обладают четкой экологией и единообразием хозяйственного использования. Рассмотренные автором вскользь луговые вострецовые степи и сборная группа «луговые формации» (различные солончаковые сообщества депрессий) также вполне пригодны как хозяйственные категории. В целом раздел о типах пастбищ представляется слишком кратким. Хотелось бы видеть более полную характеристику каждого типа и какие-то иллюстративные материалы о пространственных закономерностях их распространения — профили, картограммы и пр.

В следующей главе «Особенности сезонного развития пастбищ и их продуктивность» четко выделяются четыре группы видов по сезонности развития (с максимумами прироста, смещающимися от весны к осени, без выраженного максимума нарастания зеленой массы; дано обоснование семи феноритмических состояний степного забайкальского пастбища, включая зиму). Аргументированы рекомендации оптимальных сроков использования сенокосов, приходящихся на период от середины июня до конца июля.

В главе «Отавность степных пастбищ» автор рассматривает процесс отрастания травостоя после отчуждения надземной массы в связи с биологическими ритмами развития растений, причем выделяются три группы видов по отавности. Горшкова говорит о необходимости очень осторожного отношения к стравливанию пастбищ, рекомендуется однократное стравливание при полной пастбищной нагрузке или двукратное умеренное стравливание; сделанные выводы вполне приемлемы для практики и могут быть распространены на сухостепные территории в целом.

Глава «Накопление и разложение ветошного корма и его питательная ценность» — существенный раздел в книге использования пастбищ Забайкалья, где повсеместно практикуется зимняя тебенёвка скота. При написании этого раздела автор в основном опирается на литературные данные, хотя и приводит некоторые свои материалы. Хорошо проанализирована динамика накопления и разложения ветоши в двух типах пастбищ, контрастных по биоморфологии их доминантов — красоднево-нителистниковой и вострецово-ковыльной степи. Приведенные данные наглядно показывают лучшую сохранность ветоши в условиях дерновинно-злакового сообщества. По литературным данным приводится питательность ветошного корма. Интересен вопрос о роли растений, зимующих с зелеными листьями (в Забайкальской степи их, по данным автора, 12 видов).

Много внимания Горшкова уделила рассмотрению процесса пастбищной дигрессии. Заметим, что утверждение ее о том, что, в отличие от Европейской части СССР, в Забайкалье «. . . не наблюдается своеобразных коренных смен растительности, а происходит постепенное изменение видового состава, изменение структуры сообществ, увеличение обилия одних видов растений и уменьшение роли других видов» (стр. 97) не вполне обосновано. Все смены пастбищной дигрессии постепенны и сопровождаются изменениями количественных соотношений видов и изменением их списка, поэтому вряд ли есть основание усматривать в Забайкальских степях принципиальные отличия пастбищной дигрессии. В разных районах и при разных условиях увлажнения в пределах одного района смены пастбищной дигрессии будут иметь свою специфику.

Однако сделанное замечание ни в коей мере не умаляет достоинств этого раздела книги, где процесс пастбищной дигрессии проанализирован всесторонне. Вначале автор показывает влияние выпаса на температурный и водный режим среды, далее выявляется влияние дигрессии на экологию сообществ, их морфологию, популяционный состав основных видов, изменение ритма сезонного развития степных сообществ, продуктивность основных видов и травостоев в целом. Приведенные Горшковой данные заслуживают самой высокой оценки и будут полезны практике пастбищного хозяйства, которая нуждается в критериях диагноза степени сбитости участка. Однако рассматривая интересные таблицы автора, которые включают средние значения признаков в разных классах пастбищной дигрессии, невольно приходишь к мысли о необходимости более полной статистической характеристики процесса пастбищной дигрессии. Это тем более возможно, что собранный автором материал достаточно обширен. Выполненный в лаборатории геоботаники Института биологии Башкирского филиала АН СССР анализ влияния факторов выпаса и заповедования (Банзрагч и Чогний, 1974) показал, что дисперсионный анализ весьма эффективен для характеристики сукцессий, связанных с усилением пастбищной нагрузки или, наоборот, восстановлением травостоя.

Автор приводит результаты эксперимента с поливом различных участков степи. Эти данные позволяют вновь вспомнить положения А. П. Шенникова (1964) об экологическом и фитоценотическом оптимумах и о «вынужденном ксерофитизме» степных дерновинных злаков. Полив позволил типичным степным видам, подобным тырсе байкальской *Stipa baicalensis* или тонконогу гребенчатому *Koeleria cristata* (L.) Pers. увеличить урожайность более чем в 2 раза. Информативны физиологические данные (влажность листьев, водный дефицит), которые автор использовал для сравнительной характеристики состояния видов на контроле и в вариантах с поливом.

Книгу заключает глава о практических приемах использования пастбищ. Автор приводит данные о потребных площадях пастбищ на одну условную единицу рогатого скота в разные сезоны года и на этом основании дает принципиальные схемы пастбищеоборота на стадо 100 голов. В схеме фигурирует 27 загонов с общей площадью 600 гектаров. Расчеты пастбищных нагрузок, выполненные Горшковой, по-видимому, реальны, так как подобные же результаты были получены и нами при расчете емкости пастбищ в условиях Северо-Восточного Хангая в пределах Монгольской Народной Республики. Рекомендации автора о подсеве трав по продискованной дернине и удобрении пока не имеют экспериментального подтверждения для условий Советского Забайкалья, но практика монгольских луговодов показывает, что поверхностное улучшение степных травостоев малоэффективно и выходом является коренное улучшение с полным уничтожением дернины и высевом травосмеси засухоустойчивых трав. Понятно, что в условиях рельефа, ведущего к развитию эрозии, этот прием улучшения нужно применять с большой осторожностью, о чем, кстати, пишет и автор.

В книге нередки неточности, которые можно отнести к числу редакционных погрешностей. Так, к примеру, используются все три тома монографии «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР», а ссылка дана только на том I. На страницах 18—20-й характеризуется пажитник русский, а рисунок дан для пажитника сибирского; на странице 62-й к разнотравью причислены астрагал и копеечник, хотя это бобовые, представляющие самостоятельную кормовую и биологическую группу видов и т. п.

Заканчивая рецензию на книгу Горшковой, остается выразить удовлетворение самим фактом ее публикации. Автор ее — разносторонний исследователь, способный подвергать геоботанические объекты одновременно и традиционно геоботаническому и экспериментальному анализу. Книга является весомым вкладом в теорию и практику советского луговодства. Большой интерес книга представляет также для специалистов Монгольской Народной Республики, которые ныне активно занимаются вопросами разработки теории улучшения сенокосов и пастбищ северных районов, близких по природным условиям к территории, послужившей объектом исследований Горшковой.

ЛИТЕРАТУРА

Банзрагч Д., О. Чогний. (1974). Статистический анализ влияния пастбищной дигрессии и постпастбищной демутации на проективное покрытие и число растений мелкозлаковой степи в условиях предгорий Хангая. В сб.: «Количественные методы анализа растительности». Материалы IV Всесоюзного совещания, Уфа. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику.

Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала
Академии наук СССР,
г. Уфа.

Получено 18 II 1974.

УДК 019.941 : 581.9 (569.4)

M. Zohari. Flora Palaestina, part 2. *Platanaceae* — to *Umbelliferae*, Ierusalem, 1972: 1—490, 1—656 pl. (М. Зохари. Флора Палестины, ч. 2. *Platanaceae—Umbelliferae*, 1972).

I. T. VASSYILCZENKO. (A REVIEW).

Первая часть «Флоры Палестины», опубликованная в 1966 г., была прорецензирована В. П. Бочанцевым в «Ботаническом журнале» (т. 59, № 9, 1967 г.). Вторая часть охватывает 36 семейств от *Platanaceae* до *Umbelliferae* включительно, в порядке системы, принятой в 12-м издании «Syllabus der Pflanzenfamilien». Для каждого семейства дается развернутая характеристика с указанием количества родов и видов, входящих в него и со сведениями об общем распространении таксонов. Приводится (не во всех случаях) важнейшая литература для семейства. Далее следует ключ для определения родов.

Для каждого рода дается относительно подробный диагноз, указывается число видов, входящих в род (для крупных родов указываются основные литературные источники. в том числе опубликованные в СССР), приводятся ключи для определения видов. При видах имеется цитата первоописания и в некоторых случаях важнейшие синонимы. Далее следует диагноз вида, указано время цветения. Довольно подробно охарактеризованы условия местообитания с перечислением микрорайонов распространения и указанием на общее распространение вида. Таков общий план изложения текстовой части рецензируемого тома. Вторая часть иллюстрирована, в ней дано 656 таблиц рисунков всех видов в их естественную величину (для крупных растений зарисована часть растения с цветками или плодами, или теми и другими). Детали структуры соцветий, цветков, плодов увеличены, степень увеличения указана во всех случаях. Таков общий план построения второй части «Флоры Палестины». Остановимся на некоторых моментах ее содержания.

Следует отметить, что Зохари дал в своей «Флоре» слишком облегченную, сокращенную синонимию, вследствие чего немало названий таксонов, относящихся к растениям Палестины, осталось без рассмотрения. Но зато текст «Флоры» сильно усложнен многочисленными внутривидовыми категориями — «ssp.» и «var.». Это, видимо, явилось причиной того, что новых видов (не говоря о родах) во «Флоре» почти нет, приведено всего 4 новых вида (*Trigonella moabitica* Zoh., *Trifolium meironense* Zoh., *Ferula daninii* Zoh., *F. negevensis* Zoh.).

Остановимся на некоторых интересных особенностях флоры Палестины, до труда Зохари слабо освещенных в литературе. Наиболее крупным родом, вошедшим в настоящий том, является *Astragalus* (50 видов), второе место занимает *Trifolium* (46), далее следуют *Euphorbia* (34), *Medicago* (23), *Vicia* (21), *Trigonella* (20), *Erodium* (18) и т. д. Огромный род *Astragalus* оказался представленным в Палестине, как отмечено выше, 50 видами, из них 23 вида — однолетники и 27 — многолетники. Среди однолетников имеется ряд видов, общих с нашей флорой (*A. epiglottis*, *A. tribuloides*, *A. cruciatus*, *A. corrugatus*, *A. hamosus*). Среди многолетних видов нет ни одного, который был бы представлен во флоре СССР. К сожалению, обработка этого рода во «Флоре СССР» осталась не учтенной Зохари, и ряд улучшений в системе астрагалов, предложенных Н. Ф. Гончаровым (1946 г.), не нашел отражения во «Флоре Палестины».

Несколько неожиданным явилось относительное обилие мезофильных родов бобовых в Палестине. Так, род *Trifolium* представлен здесь 46 видами (т. е. почти таким же числом, что и *Astragalus*!), видов *Lotus* — 14, *Ononis* — 15, *Lathyrus* — 15, *Melilotus* — 6, *Vicia* — 21 (из них 20 — однолетники). Вместе с тем род *Rosa* в Палестине включает только 2 вида, *Cerasus* — 1, *Prunus* — 1. Весьма слабое участие во флоре Палестины принимают, как оказалось, зонтичные (что также явилось неожиданным). Число родов, правда, значительно (52), но почти все они имеют в своем составе от 1—2 до 3—4 (редко 5) видов, из них относительно крупные только *Ferula* (8 видов), *Daucus* (7) и *Bupleurum* (8).

Довольно заметные позиции занимают такие древесные породы, как *Pistacia* (5 видов) и подвергшийся углубленному критическому пересмотру *Tamarix* (13). Следует также отметить наличие в составе естественной флоры Палестины таких «южан», как *Acacia* (5), *Cassia* (2), *Indigofera* (2), *Retama* (1), *Ceratonia* (1), *Tefrosia* (1). *Myrtus* (1).

Зохари дал ряд интересных номенклатурных новинок. Так, он показал правомерность названия *Prosopis farcta* (Banks et Sol.) Macbride и низвел в синонимы *Lagonychium farctum* (Banks et Sol.) Bobr., название *Orlaya daucoides* (L.) Greuter заменило отошедшее в синонимы *Caucalis daucoides* L. и некоторые другие.

Ряд недостатков рецензируемого издания был отмечен выше. Из более крупных следует указать на увлечение Зохари широкой трактовкой понятий рода и вида. В отношении понятия «вид» это отразилось во множественности политипических построений с обилием подвидов и вариаций, а в отношении понятия «род» — в зачеркивании довольно хороших, с нашей точки зрения, родов и отнесении их к родам широкого профиля. Так, например, род *Ervum* Зохари отнес в ранге секции к роду *Vicia*, род *Orobus*, в том же ранге, к роду *Lathyrus* и т. д.

Сделанные замечания не умаляют значения чрезвычайно большого труда М. Зохари, позволяющего ориентироваться во флоре прибрежного района восточной части Средиземного моря. «Флора Палестины» издается на хорошей плотной бумаге, в практичном прочном переплете, без всяких стандартных сокращений слов в тексте. Определение растений значительно облегчается наличием изображений всех видов, благодаря чему это издание является, по существу, «Icones plantarum» Палестины.

И. Т. Васильченко.

**Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

Получено 31 VII 1974.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 651.7 : (048) : 581.5 (23.07)

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

K. V. STANYUKOVICH, O. E. AGAKHANYANTS.
ABOUT ARTICLE G. SH. NAKHUTSRISHVILI

В «Ботаническом журнале» (№ 5, 1974 г.) помещена обзорная статья Г. Ш. Нахуцришвили «Современное состояние экологических исследований растительности высокогорий» (стр. 731—741). При ограниченности объема публикации столь широкая тема была выполнена в малом масштабе и из обзора выпал ряд существенных работ (экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных районов СССР, составленные И. А. Цаценкиным; данные о влиянии горного света на растения, опубликованные А. В. Гурским и Е. К. Кардо-Сысоевой; работы Зигмара Брекле по сопряженному изучению дыхания, транспирации и осмотического давления клеточного сока под влиянием различных факторов среды у растений высокогорий Афганистана и др.). В часть обзора, посвященную Памиру, почему-то включены только работы сотрудников, когда-то работавших на Памире, ныне покинувших его и работающих в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, и совершенно несправедливо забыты все остальные работы. Например, игнорируется серия работ одного из авторов письма по биологической продуктивности и возрастному составу популяций пустынных высокогорных растений. Эти работы опубликованы в Докладах АН СССР, в ряде изданий АН Таджикской ССР (Станюкович, 1949, 1951, 1961) и, наконец, в монографии (Станюкович. «Полынные пустыни Таджикистана, их динамика и возрастной состав эдификаторов». Изд. АН Таджикской ССР, 1963). Не попали в обзор и блестящие работы, организованные П. А. Барановым, по анатомии и экологии высокогорных растений; хотя это давние работы, довоенные, но на них базировались все позднейшие исследования, ведущиеся в этих направлениях.

Но речь здесь не только об упущениях, к сожалению, вполне возможных при трудности систематизации обширных материалов. Помимо прочего в статье сказано: «Стационарных экологических исследований в Советском Союзе (как и за рубежом) очень мало. Среди них следует особо отметить экологические исследования на Памире, которые, к глубокому сожалению, в настоящее время больше не ведутся» (стр. 735). Последнее совершенно неверно. Поскольку сам Нахуцришвили на Памире не бывал и с работами памирских научных учреждений не знакомился, в цитированной им литературе сведений о прекращении фитоэкологических исследований на Памире тоже не содержится, источник этой странной информации остался нам неизвестным. Поэтому считаем своим долгом информировать Редакцию и читателей «Ботанического журнала» об истинном положении дел.

До 1969 года фитоэкологические исследования по широкой программе (анатомия, морфология, водный режим, химизм, ритмика развития и др.) проводились (и вполне успешно, что отмечает и автор обзора) только на Памирском нагорье (биостанция в ур. Чечекты на высотном профиле в диапазоне абсолютных высот 3860—4750 м). В горах Западного Памира (Бадахшана) таких работ не велось. За последние годы идет организация стационарных исследований также на западнопамирских профилях (профиль «Ботанический сад» в западной оконечности Шугнанского хребта на абс. высотах 2300—3600 м; профиль «Средняя Шахдара» в Ишкашимском хребте на абс. высотах 2800—4000 м; «Ишкашим» на абс. высоте 2700 м). Исследования ведутся в полынных, гаммадовых, ковыльных, прангосовых и горнотугайных сообществах. Планируется организация стационарного профиля в Дарвазе. На профиле «Чечекты» (Памирское нагорье) исследования продолжаются, хотя и по сокращенной программе, включающей изучение светового и водного режимов, биологии семенного возобновления, возрастного состава популяций, фитомассы сообществ. Таким образом, стационарные фитоэкологические исследования на Памире, о которых пишет Нахуцришвили, вовсе не прекращены.

Программа стационарных фитоэкологических (в широком смысле) исследований, проводимых лабораториями и секторами Памирского биологического института (ПБИ) АН Таджикской ССР, помимо работ на профилях включает также изучение реакций растений на изменение интенсивности и спектральных характеристик света; оптических свойств листьев; активности окислительно-восстановительных ферментов растений; влагообеспеченности эдификаторов формаций; анатомо-цитологических и физиолого-биохимических особенностей, лежащих в основе устойчивости растений к высокогорным условиям; морфологии корневых систем растений в сообществах и др. Многие из этих работ включены в программу лишь за последние 5 лет.

Биоэкологические исследования на Памире тесно увязываются с практическими задачами хозяйственного освоения горных территорий. Глубокое изучение аутоэкологии пастбищных растений и синэкологические исследования в широком географическом диапазоне привели к созданию системы улучшения кормовых угодий (Х. Ю. Юсуфбеков «Улучшение пастбищ и сенокосов Памира и Алайской долины», Душанбе, «Дониш», 1968), к составлению экологических шкал для растений пастбищ и сенокосов Памира (И. А. Цаценкин, А. Е. Касач «Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову», Душанбе, «Дониш», 1970). На фитоэкологических материалах основана и монография о терескене (Х. Ю. Юсуфбеков, А. Е. Касач «Терескен на Памире», Душанбе, 1972), о создании которой когда-то мечтал П. А. Баранов, и работы по интродукции растений в горах (Сборник «Интродукция растений в Памирсном ботаническом саду», Душанбе, 1972). За последние пять лет сотрудниками ПБИ опубликованы сотни работ, в том числе 10 монографий. Значительная насть этих публикаций основана на стационарных фитоэкологических материалах, полученных на Памире. Включение Г. Ш. Нахуцришвили хотя бы части этих работ в обзор безусловно обеспечило бы бóльшую его полноту и точность.

Душанбе.

Действительные члены ВБО:
Заслуженный деятель науки
Таджикской ССР,
доктор биологических наук
проф. *К. В. Станюкович*
доктор географических наук
проф. *О. Е. Агаханянц*.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными ниже правилами.

1. Статьи, являющиеся результатом работы, проведенной в учреждениях, должны иметь направление от соответствующих учреждений.

К печати принимаются только статьи, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные или теоретические выводы.

В конце статьи должно быть указано полное название учреждения или лаборатории, в которых выполнена работа.

Статьи членов Всесоюзного ботанического общества печатаются в первую очередь.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны, не должны превышать 25 стр. на машинке, а объем сообщений 15 стр. на машинке. В этот объем входят литература и рисунки.

3. В Редакцию должны быть представлены два экземпляра рукописи, подписанные автором (первый и второй машинописные экземпляры), напечатанные через два интервала. На машинке ничего не подбивать черточками или точками; выделения курсива, разрядки и т. п. делаются от руки в карандаше; римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской «1» и букв «Б» и «Ш»; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания; в десятичных дробях ставить точки после целых чисел, точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении их не ставить кавычек, а повторять цифры;

4. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения должны быть написаны на машинке. В сноске дается указание, по какому источнику приведены латинские названия.

5. Необходимо отмечать в сомнительных случаях строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные двумя черточками снизу (например: $\underline{\underline{O}}$ — прописная буква, $\bar{\bar{o}}$ — строчная буква, 0 — нуль) и пояснять на полях все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов.

6. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках дается общепринятое сокращение названия по первым буквам; во всех повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: «Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН)», повторно: «БИН», «в лабораториях БИНа» и т. д.

7. Ссылки на литературу в тексте даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «. . .указывал еще В. Л. Комаров (1909)» и 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «. . .как прежде указывалось (Комаров, 1909)» или в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)». Для иностранных работ «. . .указывал еще Энглер (Engler, 1909)» и «. . .как прежде указывалось (Engler, 1909 : 8—11)». Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точной цитации литературных источников, даваемой в кавычках указание цитируемых страниц обязательно.

8. Список литературы печатается на машинке с отдельного листа и дается под заголовком «Литература». В списке должны быть опущены чисто библиографические данные — указание на число страниц, иллюстраций, на стоимость издания; место издания и издательство указываются только в меру необходимости.

Литература в списке располагается так: 1) сначала приводится русская литература (в русском алфавите), затем иностранная (в латинском алфавите); 2) инициалы автора ставятся после фамилии, если же есть соавторы, то их инициалы ставятся перед фамилией; пример: Иванов П. П., А. И. Жуков и Л. П. Петров; 3) если приводятся несколько работ одного автора, опубликованных в одном и том же году, то в списке литературы и в текстовых ссылках на список рядом с годом надо ставить буквы в алфавитном порядке; например (1905а, б); при повторных упоминаниях в тексте того же автора инициалы опускаются (повторно инициалы даются только при фамилиях авторов-однофамильцев).

Для журнальных статей последовательно приводятся: фамилия автора, инициалы (если автор не один, то у соавтора приводятся сначале инициалы, затем фамилия), год (в круглых скобках), заглавие статьи, название журнала, номер тома и выпуска (цифрами, без слов «том», «выпуск»).

Для книг приводятся: фамилии и инициалы автора, год (в скобках) и полное название книги.

Диссертационные не опубликованные работы приводятся в списке с указанием места хранения рукописи и обозначением «дисс.».

9. Все таблицы (текстовые) должны иметь заголовки и (если их больше одной) порядковую нумерацию, которая ставится над заголовками таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, в скобках слово «таблица» сокращается, например: (табл. 2).

10. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах. Фотоснимки должны быть отпечатаны на гладкой (не сатинированной) бумаге, с накатом. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при воспроизведении их не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны простым мягким карандашом (без продавливания): а) фамилия автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Нумерация ведется в порядке первого упоминания рисунков в тексте, после упоминания рисунка в тексте (сокращенно: рис. 1, рис. 2 в круглых скобках или в общем контексте); на поле рукописи делается разметка расстановки рисунков (рис. 1, рис. 2 и т. д.).

Все условные обозначения, имеющиеся на рисунке, должны быть объяснены в подписи к рисунку или в тексте, рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей. Выделения легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, и содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте; в подписи к рисунку указывается, что дается на оси абсцисс и что на оси ординат.

Подписи к рисункам и картам должны быть напечатаны на пишущей машинке на отдельном листе и помещены в конце статьи, вслед за списком литературы.

11. Авторы оригинальных и дискуссионных статей должны представлять к печати резюме. Желательно текст резюме (на русском языке) сопровождать переводом на английский язык. Размер резюме не должен превышать 5—10 строк машинописи.

В текст статьи включается аннотация, помещенная после заглавия. Размер аннотации определяется объемом статьи, но не должен превышать 15 строк на машинке.

Редакция сохраняет за собой право делать необходимые исправления, сокращения и дополнения. Рукописи, литературно не обработанные, возвращаются авторам для доработки.

12. Все статьи, за исключением хроникальных и рецензий, следует представлять с рефератами. В заголовке реферата должно быть указано: название статьи, инициалы и фамилия автора, название журнала, в котором публикуется данная статья. В конце реферата должна быть приведена библиография (количество названий) и указано число рисунков. Размер реферата не должен превышать 1 стр. машинописного текста. Реферат надо представлять в двух экземплярах.

13. Редакция посылает автору одну корректуру, которая должна быть проверена, подписана автором к печати и срочно выслана обратно в Редакцию. Изменения и дополнения в тексте корректуры не допускаются, должны быть исправлены только ошибки и опечатки. Неполучение от автора корректуры или несвоевременное получение ее не приостанавливает печатание статьи.

14. При рукописи должны быть указаны: точный адрес, фамилия, имя и отчество автора, его специальность, звание.

15. Редакция посылает автору бесплатно 25 авторских оттисков статьи.

Vol. LX *№ 4*

April, 1975

THE BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

I. N. Sveshnikova. Contribution to the paleobotanical history of the genus *Metasequoia* Miki 465
L. R. Petrova. The structure of the surface of flower scales and lodicules in bamboo in scanning electron microscope 476
G. V. Kulikov, Z. P. Yaroslavtseva, N. G. Chemarin. Peculiarities of photosynthesis and starch storage in evergreen and deciduous trees and bushes introdeced in Crimea 482
L. I. Abramova. On the taxonomical structure of the genus *Polygonatum* Mill. 490

NEW TAXA 498

V. P. Botschantzev. New species of *Salsola* L. (498). — **A. P. Khokhryakov, B. A. Yurtsev.** New species of *Eritrichium* from the Kolyma mountains. (506). — **W. B. Kuvajev.** New taxa from the Southern part of the Putorana mountains (Eastern Siberia). (507). — **V. N. Vasilyev.** Series (rows) of the genus *Picris* L. in the flora of the U.S.S.R. (509).

REPORTS 510

K. D. Stepanova, M. A. Shcherbova, B. I. Semkin. On the stability of specific divercity in some plant communities of Kamchatka. (510). — **K. V. Belkina.** Seed grain aperture structure in some species of the *Asteraceae* family from the flora of Yakutia. (514). — **E. S. Nikolaeva.** On the turning green of some *Angiospermae* embryos. (517). — **W. B. Kuvajev.** Novelties for the flora of the southern part of the Putorana mountains. 3. (522). — **T. P. Yefimova, V. V. Sentemov.** Nev finds in the flora of Udmurtia. (528). — **A. V. Patudin, V. N. Yurtsev, D. A. Pakaln.** Chromosome number in some species of *Salvia* L. (*Lamiaceae*). (529). — **G. V. Chitanava.** Anatomical structure of leaves and lentils on them in three species of *Eucalyptus* (*Myrtaceae*). (535). — **T. G. Tamberg.** Anatomical structure of leaf in some species of *Gladiolus* L. (542). — **A. D. Smirmva, E. V. Lukina.** *Betula nana* L. in the Gorki district. (547). — **V. M. Kossykh, T. G. Leonova.** On the find of *Euonymus nana* Bieb. In the Crimea. (550). — **G. B. Khalidova, A. V. Kositsin.** Influence of zinc deficiency on carbonicanhydrase activity of tomato chloroplasts. (552). — **V. V. Starikova.** Anatomo-morphological characteristics of nuts of *Rosa rugosa* Thunb. in the process of their development. 558). — **V. I. Tikhonov.** Formation of vegetative buds in some species of *Acer.* (563). — **V. G. Kaplin, G. T. Kandalova.** On the horizontal structure of sedge-grass-annual-saltwort black saxaul communities of Eastern Karakums. (570). — **A. P. Poshkurlat.** *Adonis vernalis* L. seed productivity in geographical and age aspects. (578).

SURVEYS OF ARTICLES 583

E. M. Pankratova. The distribution of nitrogen fixation among blue-green algae. (583). — **A. I. Proschkina-Lavrenko.** Electron-microscopical study on fine structure of the diatom frustules, 1962—1973. (A review of works by G. R. Hasle). (598).

HISTORY OF SCIENCE 605

T. A. Rabotnov. To the history of development of biogeocoenological approach in grassland study. (605).

REVIEWS 608

R. Sh. Kashapov, B. M. Mirkin. *A. A. Gorshkova.* Steppe pastures of Trans-Baikal region. 1973. (608). — **I. T. Vassyilchenko** (A review). Flora Palaestina. 1972. (610).

LETTERS TO THE EDITOR 612

K. V. Stanyukovich, O. E. Agakhanyants. About article G. Sh. Nakhutsrishvili. (612).
Rules for the authors of the «Botanical Journal». 614

К ст. И. Н. Свешниковой стр. 470

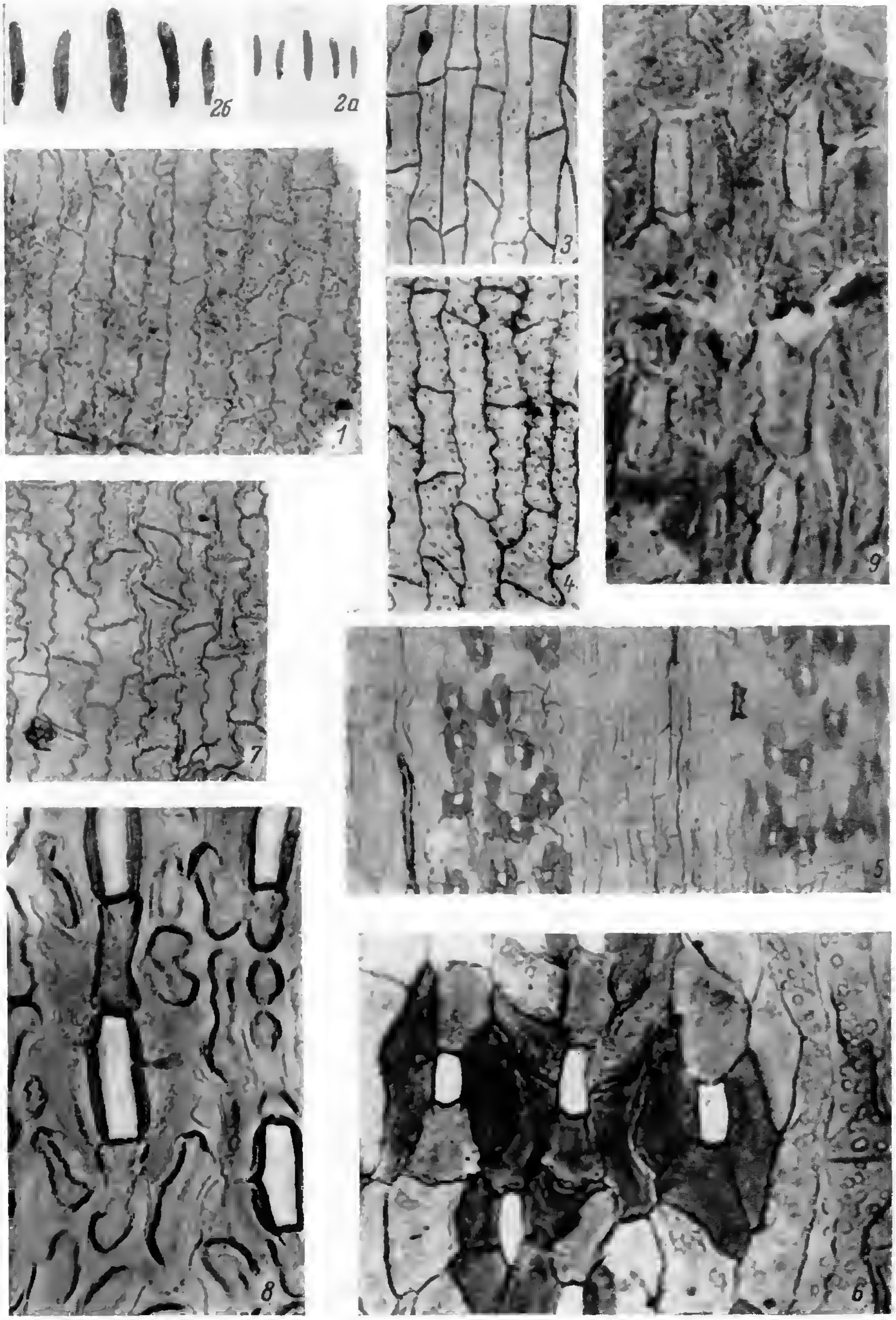
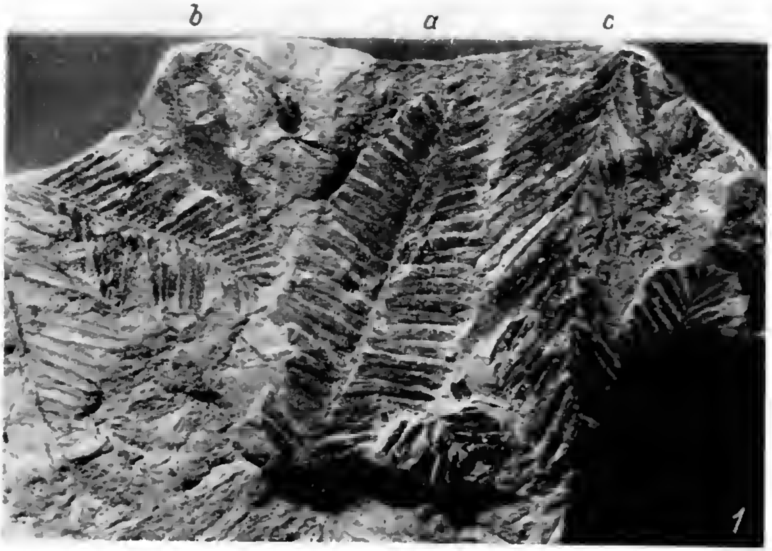
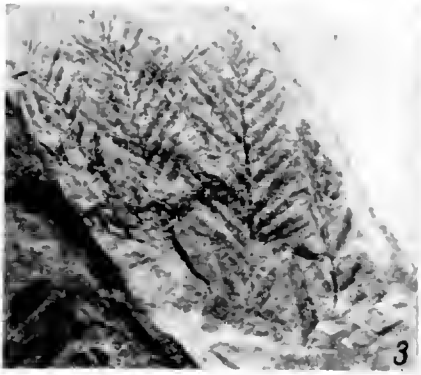


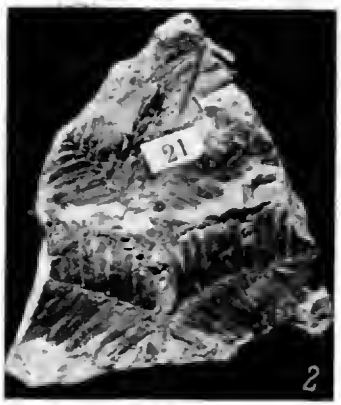
Таблица I

Строение эпидермы верхней поверхности листа видов *Metasequoia*.

1 **— *Metasequoia* sp. (г. Висим, Свердловская обл., олигоцен). Клетки эпидермы верхней поверхности листа, ×240; *2—6* — *M. kryshtofovichii* Sveshn., sp. nov. (бассейн р. Зеи, палеоген). *2, а, б* — листья, *2, а* (голотип — средний лист), натур. вел., *2, б* — ×2; *3, 4* — клетки эпидермы верхней поверхности листа, ×240; *5, 6* — устьичные аппараты: *5* — ×110; — ×450; *7, 8* — *Metasequoia glyptostroboides* (современный вид) клетки эпидермы верхней поверхности листа: *7* — ×240; *8* — устьичные аппараты (нижняя поверхность листа), ×450; *9* — *M. nathorstii* устьичные аппараты нижней поверхности листа, ×450.**







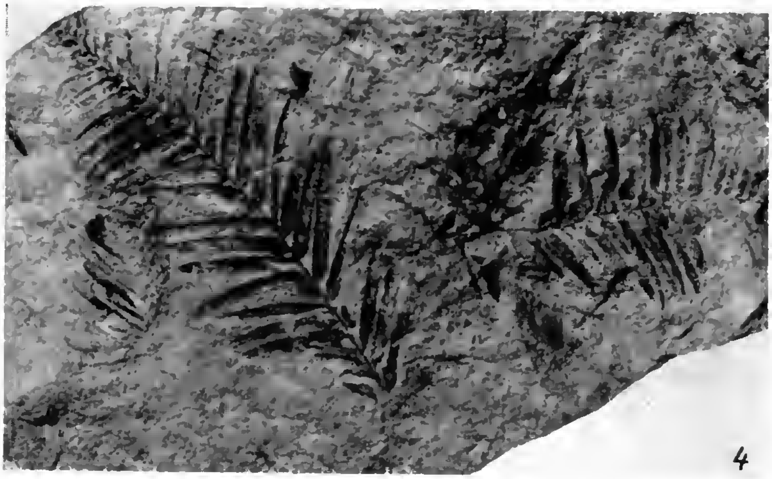


Таблица II

Сезонные побеги видов *Metasequoia*.

1—3 — *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney — сезонные побеги, о.Зап. Шпицберген (натур. вел.): *1, 2* — побеги с мыса Ляйеля (южн. берег Ван-Мейен-фиорда), эоцен. Хранятся в палеоботанической лаборатории Государственного музея естественной истории в Стокгольме (фото Самуэлссона). Ранее были опубликованы в виде рисунков в работе Геера (Heer, 1876), под названием: *1* — *Sequoia langsdorfii* var. *striata*, taf. 12, fig. 3a, и *S. langsdorfii* var. *angustifolia*, taf. 12, fig. 3b, c и *2* — *Sequoia disticha*, taf. 13, fig. 9). *3* — сезонные побеги, образец 954-4/51, Ню-Олесунн, эоцен, хранится в БИН АН СССР, Ленинград. р — *Metasequoia spitzbergensis* Sveshn. sp. nov., сезонные побеги (натур. вел.), образец 955-6/1 (голотип, побег слева), о. Зап. Шпицберген, Сарсбухта, эоцен, хранится в БИН АН СССР, Ленингрвд.

К ст. Л. Р. Петровой стр. 477

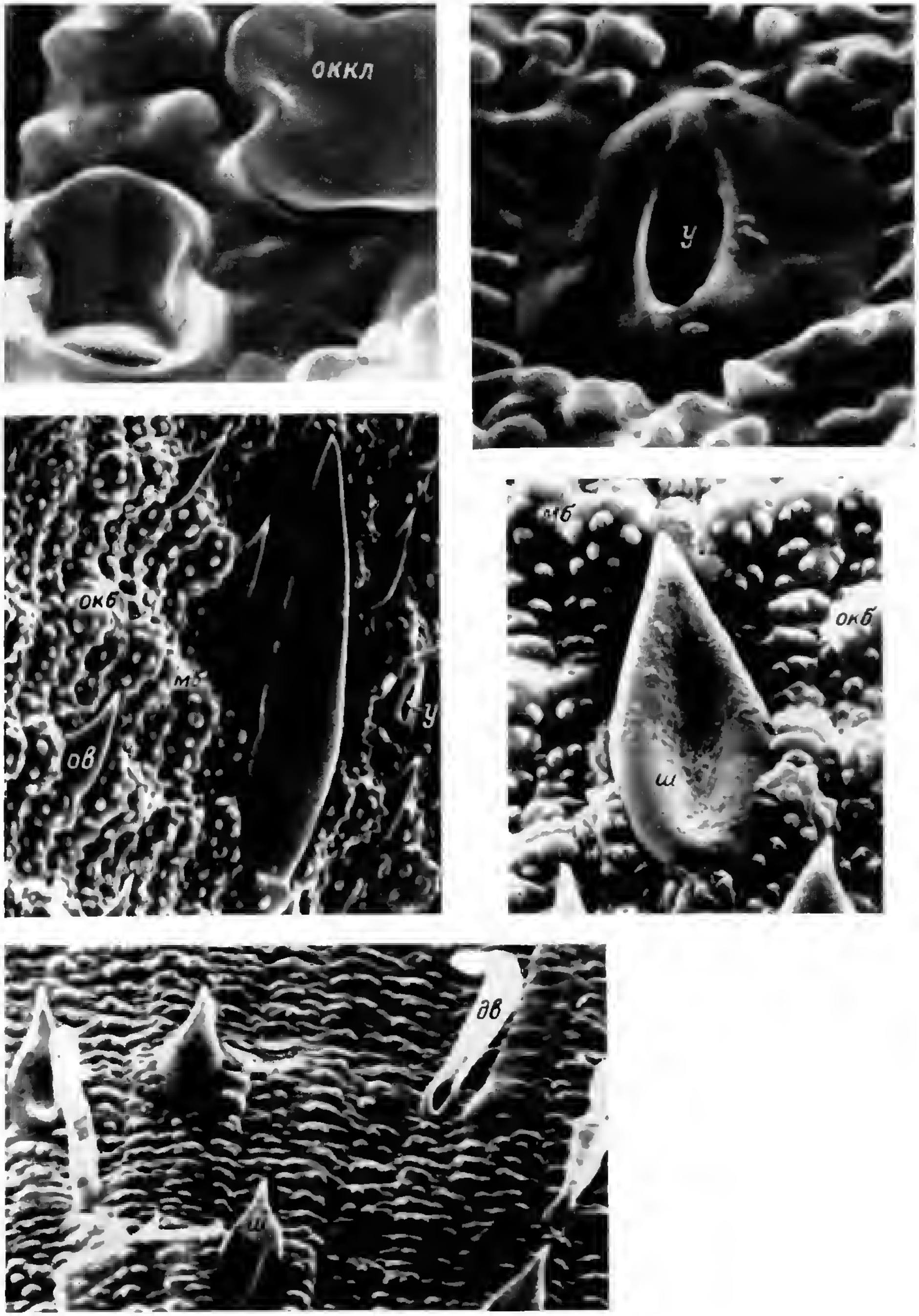


Таблица I

Специализированные клетки эпидермиса бамбука *Phyllostachys bambusoides* под сканирующим микроскопом.

Обозначения к таблицам I—IV: *оккл* — окремневшая клетка парных клеток, ×6500; *у* — устьице ×3200; *ш* — шипик; *окб* — клетки, похожие на окремнелый бугорок; *ов* — одноклеточный волосок; *дв* — двухклеточный волосок; *мб* — микробугорки; *пкл* — парные клетки; *окл* — основные клетки эпидермиса.

К стр. 478

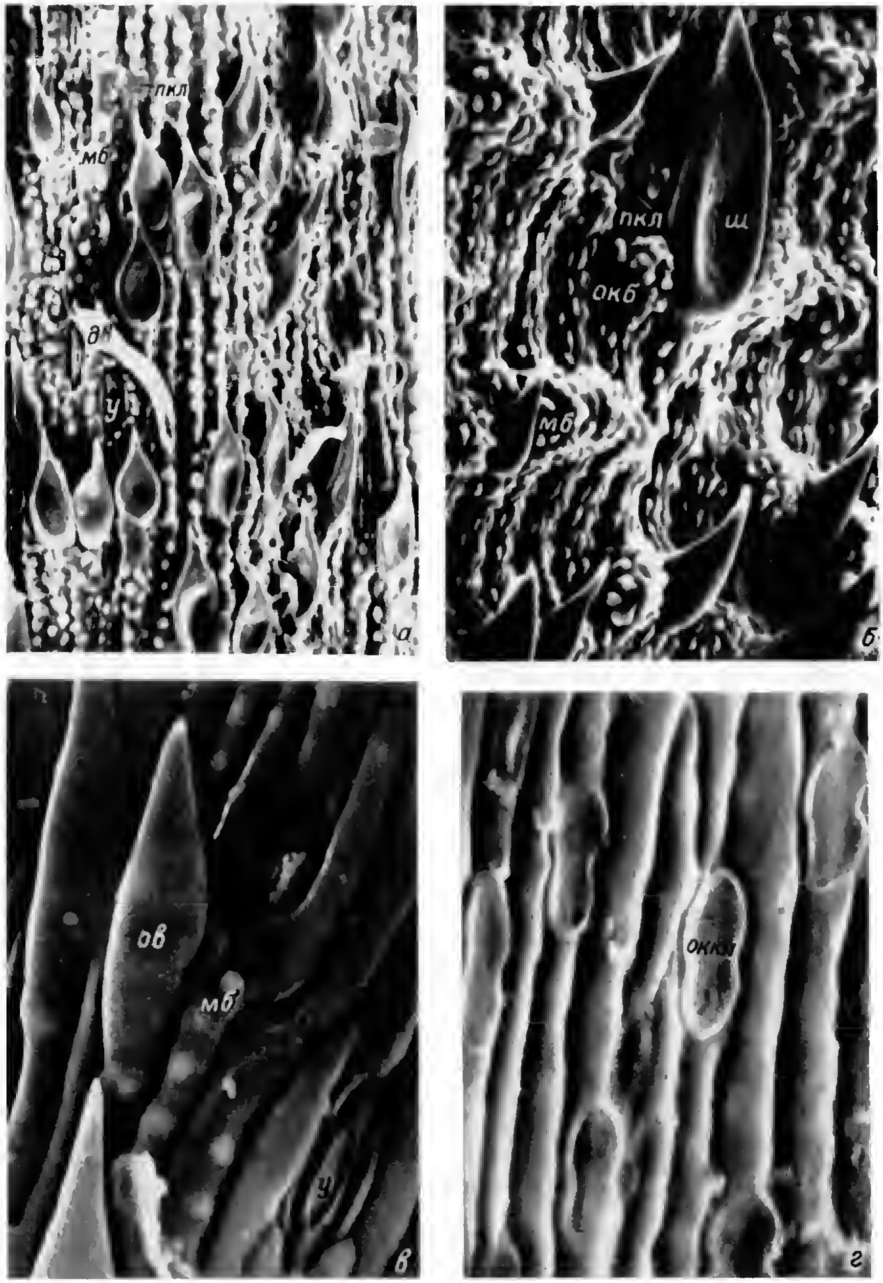


Таблица II

Абаксиальная (наружная) поверхность нижней цветковой чешуи *Phyllostachys bambusoides.*

а — средняя часть чешуи над жилкой, ×800; *б* — средняя часть чешуи между жилками, ×800; *в*, *г* — нижняя часть чешуи, ×800.

К стр. 479

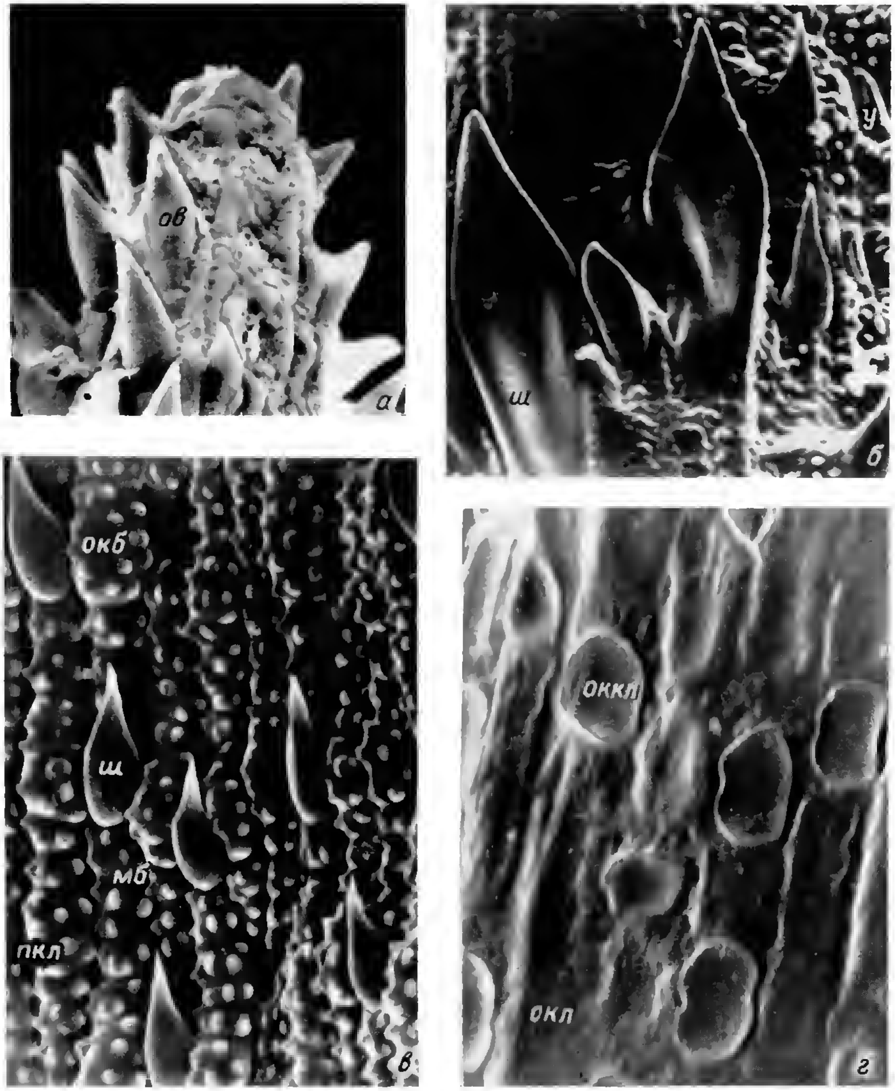


Таблица III

Абаксиальная поверхность верхней цветковой чешуи *Phyllostachys bambusoides*.

а — верхушка чешуи, ×1000; *б* — средняя часть чешуи над жилкой, ×800; *в* — средняя часть чешуи между жилками, ×800; *г* — нижняя часть чешуи, ×800.

К стр. 479

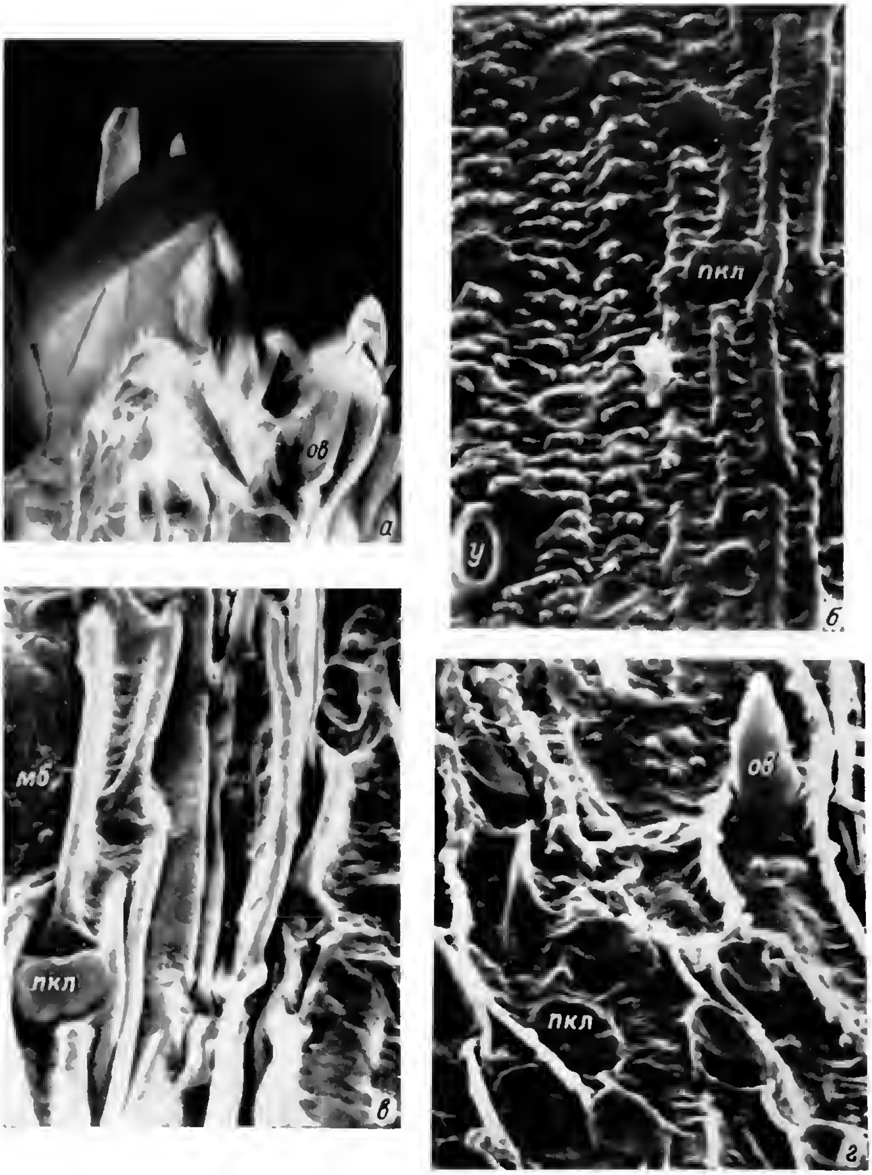


Таблица IV

Абаксиальная поверхность вентральной лодикулы *Phyllostachys bambusoides*.

а — верхняя часть лодикулы, ×1500; *б* — средняя часть лодикулы, ×1000; *в* — основание лодикулы . ×1000; *г* — нижняя часть лодикулы.

К ст. К. В. Белкиной стр. 515

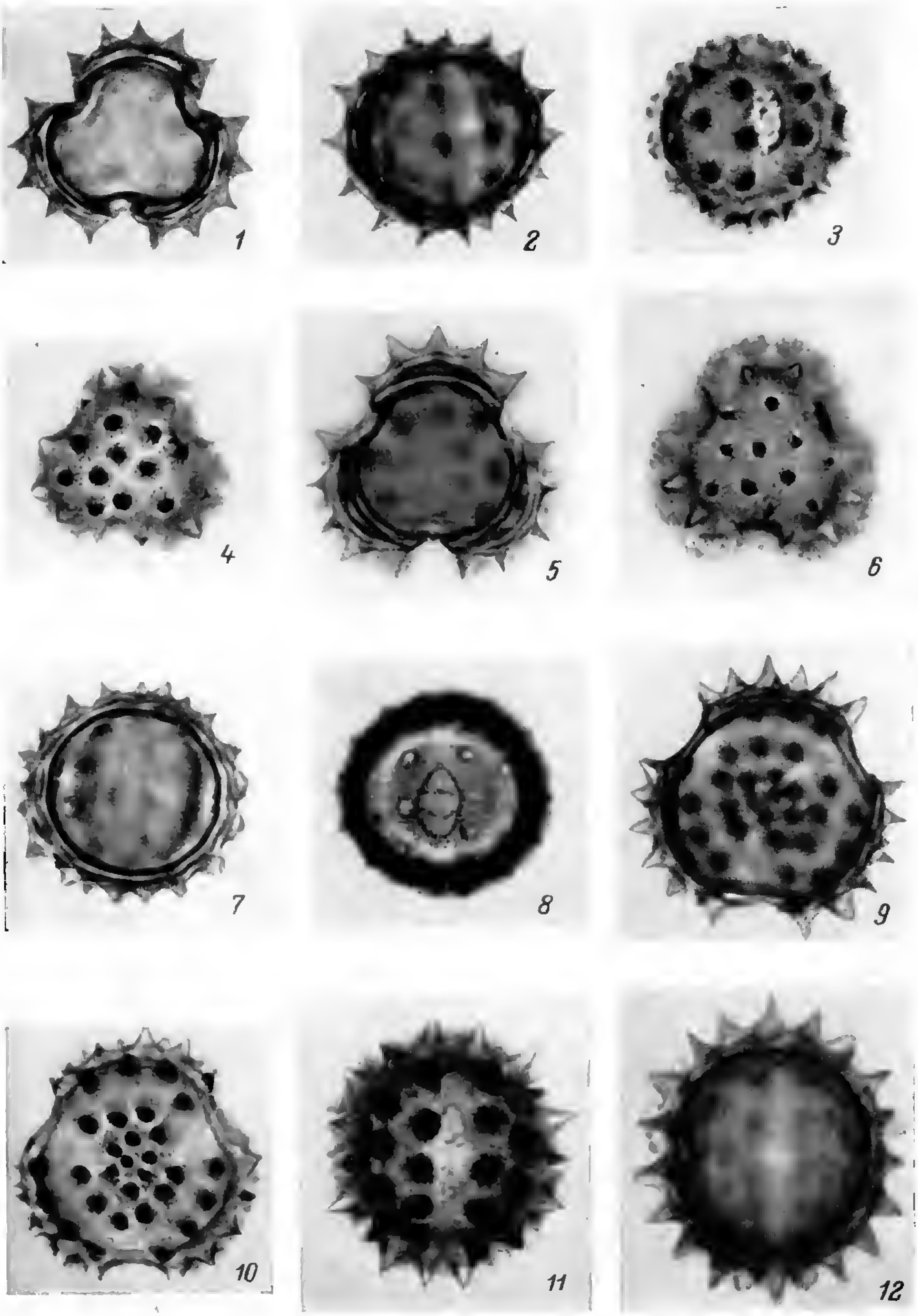


Таблица I

1—4 — *Senecio articus*: *1* — полярное положение; *2* — экваториальное положение; *3* — инфраколыпа (мембрана мелкобугорчатая); *4* — скульптура пыльцевого зерна; *5—8* — *S. congestus*: *5* — полярное положение; *6* — скульптура пыльцевого зерна; *7* — экваториальное положение; *8* — инфраколыпа (мембрана зернистая); *9—12* — *Ligularia sibirica*; *9* — полярное положение; *10* — скульптура пыльцевого зерна; *11* —инфраколыпа (мембрана крупнобугорчатая); *12* — экваториальное положение.

К стр. 515

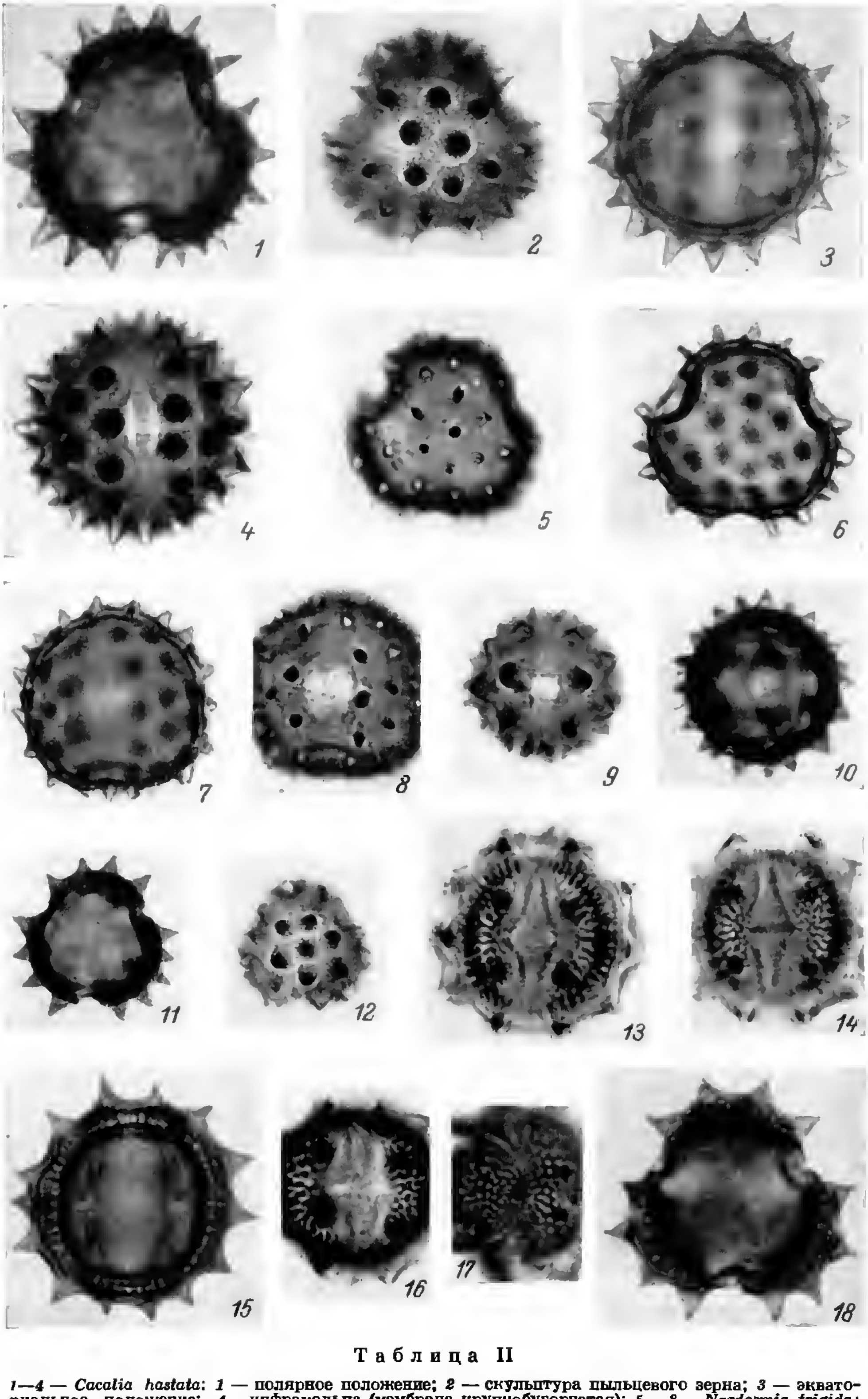


Таблица II

1—4 — *Cacalia hastata*: *1* — полярное положение; *2* — скульптура пыльцевого зерна; *3* — экваториальное положение; *4* — инфракольпа (мембрана крупнобугорчатая); *5 — 8* — *Nardosmia frigida*: *5* — скульптура пыльцевого зерна; *6* — полярное положение; *7* — экваториальное положение; *8* — инфракольпа (мембрана гладкая); *9—12* — *Inula britannica*: *9* — борозда с порой; *10* — экваториальное положение; *11* — полярное положение; *12* — скульптура пыльцевого зерна; *13—18* — *Chrysanthemum sibiricum*: *13* — пора, на линии соприкосновения поры с бороздой имеются четыре бугорка; *14* — борозда, расширенная в области пор; *15* — экваториальное положение; *16* — пора, прикрытая разросшимися краями борозды; *17* — мезокольпиум и скульптура пыльцевого зерна; *18* — полярное положение.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

И. Н. Свешникова. К палеоботанической истории рода *Metasequoia* Miki . . . 465

Л. Р. Петрова. Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе 476

Г. В. Куликов, З. П. Ярославцева, Н. Г. Чемарин. Особенности фотосинтеза и крахмалонакопления интродуцированных в Крыму вечнозеленых и листопадных деревьев и кустарников 482

Л. И. Абрамова. О таксономической структуре рода *Polygonatum* Mill. . . . 490

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 498

В. П. Бочанцев. Новые виды *Salsola* L. (498). — **А. П. Хохряков, Б. А. Юрцев.** Новый вид *Eritrichium* из Колымского нагорья. (506). — **В. Б. Куваев.** Новые таксоны из южной части гор Путорана (Восточная Сибирь). (507). — **В. Н. Васильев.** Серии (ряды) рода *Picris* L. во флоре СССР. (509).

СООБЩЕНИЯ 510

К. Д. Степанова, М. А. Щербова, Б. И. Сёмкин. Об устойчивости видового разнообразия некоторых растительных сообществ Камчатки. (510). — **К. В. Белкина.** Строение апертур пыльцевых зерен некоторых видов сем. *Asteraceae* Dum. флоры Якутии. (514). — **Е. С. Николаева.** О позеленении зародышей некоторых *Angiospermae*. (517). — **В. Б. Куваев.** Новинки для флоры юга гор Путорана (Восточная Сибирь). 3. (522). — **Т. П. Ефимова, В. В. Сентемов.** Новые находки во флоре Удмуртии. (528). — **А. В. Патудин, В. Н. Юрцев, Д. А. Пакалн.** Числа хромосом у некоторых видов *Salvia* L. (*Lamiaceae*). (529). — **Г. В. Читанава.** Анатомическое строение листьев и чечевичек на них у трех видов *Eucalyptus* (*Myrtaceae*). (535). — **Т. Г. Тамберг.** Анатомическое строение листа некоторых видов *Gladiolus* L. (542). — **А. Д. Смирнова, Е. В. Лукина.** *Betula nana* L. в Горьковской области. (547). — **В. М. Косых, Т. Г. Леонова.** О находке *Euonymus nana* Bieb. в Крыму. (550). — **Г. Б. Халидова, А. В. Косицин.** Влияние недостатка цинка на карбоангидразную активность хлоропластов томатов. (552). — **В. В. Старикова.** Анатомо-морфологическая характеристика орешков *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития. (558). — **В. И. Тихонов.** Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Acer*. (563). — **В. Г. Каплин, Г. Т. Кандалова.** О горизонтальной структуре злаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов. (570). — **А. П. Пошкурлат.** Урожайность семян *Adonis vernalis* L. в географическом и возрастном аспекте. (578).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 583

Е. М. Панкратова. Распространение азотфиксации среди синезеленых водорослей. (583). — **А. И. Прошкина-Лавренко.** Электронно-микроскопические исследования тонкой структуры панциря диатомовых водорослей в 1962—1973 гг. (Обзор работ Г. Р. Хасле). (598).

ИСТОРИЯ НАУКИ 605

Т. А. Работнов. К истории развития биогеоценологического подхода к изучению лугов. (605).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 608

Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин. *А. А. Горшкова.* Степные пастбища Забайкалья. 1973. (608). — **И. Т. Васильченко.** (Рецензия). *М. Зохари.* Флора Палестины. 1972. (610).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 612

К. В. Станюкович, О. Е. Агаханянц. О статье Г. Ш. Нахуцришвили. (612).

Правила для авторов «Ботанического журнала» 614